

Série A. 888
N° D'ORDRE ; 4703

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marcel PRENANT

AGRÉGÉ-PRÉPARATEUR A L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE

-
- 1^{re} Thèse : *Recherches sur le parenchyme des Plathelminthes. Essai d'histologie comparée.*
2^e Thèse : *Propositions données par la Faculté.*
-

Soutenues le 19¹⁹²² janvier devant la Commission d'examen.

M. CAULLERY, *président.*
MM. LÉON BERTRAND
COMBES } *examinateurs.*

PARIS

LIBRAIRIE OCTAVE DOIN
GASTON DOIN, ÉDITEUR

8 — PLACE DE L'ODÉON — 8

1921

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen MOLLIARD, *Professeur*. Physiologie végétale.

Doyen honoraire P. APPELL.

Professeurs honoraires { P. PUISEUX.
VÉLAIN.
BOUSSINESQ.
BOUTY.

Professeurs E. PICARD..... Analyse supérieure et algèbre supérieure.
Gaston BONNIER Botanique.
KÖNIGS Mécanique physique et expérimentale.
GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
HALLER Chimie organique.
JOANNIS Chimie (Enseignement P. C. N.)
JANET Electrotechnique générale.
WALLERANT..... Minéralogie.
ANDOYER Astronomie.
PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
HAUG..... Géologie.
H. LE CHATELIER Chimie générale.
G. BERTRAND... Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE... Physique générale.
CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ..... Chimie appliquée.
G. URBAIN Chimie minérale.
Emile BOREL... Calcul des probabilités et Physique mathém.
MARCHIS Aviation
Jean PERRIN... Chimie physique.
G. PRUVOT..... Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
ABRAHAM..... Physique.
CARTAN..... Mécanique rationnelle.
Cl. GUICHARD... Géométrie supérieure.
LEBESGUE Application de l'analyse à la géométrie.
LAPICQUE Physiologie.
GENTIL Géographie physique.
VESSIOT..... Calcul différentiel et calcul intégral.
COTTON Physique théorique et Physique céleste.
DRACH Mathématiques générales
C. FABRY Physique.
Charles PÉREZ. Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
LÉON BERTRAND Géologie régionale et géologie appliquée.
N Histologie.
N Botanique.
N Physique.
LEDUC..... Physique.
HÉROUARDE..... Zoologie.
Rémy PERRIER. Zoologie (Enseignement P. C. N.)
LESPEAU..... Chimie.
SAGNAC..... Physique (Enseignement P. C. N.)
RABAUD Biologie générale.
PORTIER..... Physiologie.
BLAISE Chimie organique.
PÉCHARD Chimie (Enseignement P.C.N.).

Secrétaire Daniel TOMBECK.

1^{re} Thèse :

RECHERCHES SUR LE PARENCHYME
DES PLATHELMINTHES
ESSAI D'HISTOLOGIE COMPARÉE

2^e Thèse :

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marcel PRENANT

AGRÉGÉ-PRÉPARATEUR A L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE

1^{re} Thèse : *Recherches sur le parenchyme des Plathelminthes. Essai d'histologie comparée.*

2^e Thèse : *Propositions données par la Faculté.*

Soutenues le ¹⁹²²19 janvier devant la Commission d'examen



M. CAULLERY, *président.*

MM. LÉON BERTRAND
COMBES

} *examinateurs.*

PARIS

LIBRAIRIE OCTAVE DOIN
GASTON DOIN, ÉDITEUR

8 — PLACE DE L'ODÉON — 8

1921



Digitized by the Internet Archive
in 2026

INTRODUCTION

Le but de ces recherches n'est pas une étude complète du parenchyme des Plathelminthes : je ne m'y astreindrai, ni à suivre toutes les variations spécifiques ou locales de ce tissu, ni même à décrire dans le détail tous les types cellulaires que j'aurai pu y rencontrer.

Je n'ai considéré le parenchyme que comme un équivalent hypothétique du sang, de la lymphe, du conjonctif, d'autres tissus peut-être encore, qui existent ailleurs. Du sang surtout : transporteur des matériaux nutritifs, collecteur des déchets de l'organisme, le sang résume le chimisme du corps ; on ne voit guère chez les Plathelminthes que le parenchyme qui puisse en être rapproché à ce point de vue.

Dès lors il est permis de se demander si dans le parenchyme nous pourrions retrouver les divers types cellulaires qui, de façon plus ou moins directe, traduisent pour l'histologiste le chimisme du sang. C'est ce qu'exigeraient, semble-t-il, une certaine tendance logique de l'esprit, un certain besoin d'unité dans les manifestations de la vie.

Mais n'est-ce pas là une attente illusoire, et qui peut être déçue de diverses façons ? Il se peut que les traductions des processus biochimiques soient morphologiquement différentes dans les différents cas. Il se peut que leur répartition entre les éléments cellulaires se fasse de

façon variée, que la division du travail physiologique ne soit pas univoque dans tous les groupes. Il se peut, enfin, que, malgré le nombre limité de substances banales auxquelles semble aboutir en définitive le métabolisme de tous les animaux, il y ait cependant dans divers groupes des caractéristiques biochimiques, et par suite morphologiques, différentes. Ce sera précisément le but de ces recherches, de confronter ces quatre hypothèses avec les faits.

De telles préoccupations relèvent de l'histologie comparée. Or si l'on ouvre les traités récents, d'ailleurs peu nombreux, qui traitent de cette science, on constate qu'ils sont bien plus une juxtaposition de monographies que le résultat d'un véritable effort de comparaison. Cette remarque, peu sensible encore lorsqu'il s'agit de tissu nerveux ou musculaire, prend toute son importance dans l'étude des tissus nutritifs.

Outre les traités, outre d'innombrables travaux sur le sang des Vertébrés, et d'autres, moins nombreux, qui décrivent le sang dans les divers groupes d'Invertébrés, nous possédons deux mémoires d'ensemble sur le sang des Invertébrés : celui de CUÉNOT (1891) et celui de KOLLMANN (1908). L'un et l'autre ont pris le sujet en extension, et ont cherché à tirer des conclusions générales d'une juxtaposition de monographies.

Pareille méthode, pouvait être indispensable en 1891, et utile encore en 1908 pour préciser des détails et rectifier quelques erreurs. Elle ne l'est plus aujourd'hui, en raison même des données de ces travaux. Il importe au contraire, semble-t-il, de s'attacher à un groupe d'extension moyenne, et, par une étude aussi approfondie que possible, d'obtenir des résultats pour les comparer à

ceux surtout que d'innombrables travaux nous ont acquis chez les Vertébrés.

Comme groupe j'ai choisi les Plathelminthes. C'est que leur étude n'a jamais été entreprise à ce point de vue, et que surtout l'absence de coelome, de vaisseaux, de sang circulant, en font un groupe physiologiquement sans doute plus éloigné des autres que ceux-ci ne le sont entre eux. Les comparaisons ne peuvent en être que plus fructueuses, plus fondamentales et de portée plus générale.

Mon choix n'allait pas d'ailleurs sans inconvénients. A bien des égards, les Plathelminthes sont un matériel défavorable. Avec l'absence de sang circulant va de pair l'impossibilité d'obtenir une goutte de liquide nutritif pour l'étudier à part. Je dirai plus loin aussi les difficultés rencontrées dans la pratique des injections physiologiques. Sur des animaux aussi petits, aussi fragiles, aussi difficiles à immobiliser, bien des interventions expérimentales sont impossibles. Elles le sont aussi sur ceux d'entre eux qui, strictement parasités, ne peuvent vivre assez longtemps en dehors de l'hôte. Il n'est pas jusqu'à des tentatives de culture de tissus (1) qui n'aient échoué, faute de pouvoir réaliser l'asepsie d'animaux contaminés extérieurement et intérieurement jusque dans les dernières ramifications du tube digestif. Rappeler quelques-unes des difficultés rencontrées, c'est dire que devant nombre de questions je devrai m'arrêter, avec la seule consolation d'avoir, je crois, à peu près épuisé les ressources actuelles de la technique classique.

Parmi les Plathelminthes eux-mêmes, mon effort a

1. Ces essais ont été tentés grâce à l'amabilité de M. CHAMPY, qui m'a initié à la technique de la culture des tissus, et a mis à ma disposition les ressources de son laboratoire.

porté surtout sur les Turbellariés, formes communes et moins spécialisées que les Vers parasites. Ceux-ci, Trématodes et surtout Cestodes, ont moins attiré mon attention. J'ai jeté un coup d'œil aussi chez les Cténophores, que l'on rapproche souvent des Turbellariés Polyclades. Les Némertiens enfin, bien qu'aberrants, m'ont paru intéressants à considérer par l'existence chez eux d'un sang différencié et d'un liquide rhynchocoelomique, que l'on peut comparer directement au parenchyme.

Mon sujet d'étude suppose connue, tout d'abord, la structure générale du parenchyme. Une revue bibliographique rapide montrera que tel n'est pas le cas dans la plupart des groupes. J'ai dû, par conséquent, consacrer une première partie, aussi brève que possible, à déterminer cette structure, telle qu'elle ressort après emploi des colorants usuels. Dans la deuxième partie j'étudierai séparément, de façon plus approfondie, divers types cellulaires reconnus soit dans le parenchyme, soit dans le sang des Némertiens. C'est là aussi que je rassemblerai les documents bien rares que j'ai pu acquérir sur la composition du liquide intercellulaire et les processus biochimiques qui s'y résument. La troisième partie enfin sera consacrée aux conclusions générales, but de ce travail, ainsi qu'aux observations et expériences propres à les éprouver.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Zoologie de l'École Normale Supérieure. M. le Professeur Houssay ne peut plus recevoir le témoignage de ma reconnaissance : je n'oublie pas ce que je dois au maître, si tôt enlevé à l'affection de ses élèves, qui n'avait cessé de suivre mes études et mes travaux depuis 1911, et qui m'avait appelé auprès de lui, en 1919, comme agrégé-préparateur.

M. le Professeur PÉREZ, qui assume la direction du laboratoire, m'a toujours témoigné la plus grande bienveillance et a bien voulu me donner des conseils précieux. M. le Professeur CAULLERY s'est intéressé à mes recherches et m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de cette thèse. Je les prie tous deux d'accueillir ici l'expression de ma gratitude.

Qu'il me soit permis de rappeler enfin qu'à mon père je dois non seulement l'idée première de ce travail, et l'éducation d'histologiste qui m'a permis de le mener à bien, mais surtout une vocation biologique dont les débuts remontent à plus de vingt ans, et dont je lui suis profondément reconnaissant.

Matériel d'étude

J'ai pu avoir à ma disposition, en plus ou moins grande abondance, les espèces suivantes (1) :

Turbellariés Acoeles :	<i>Convoluta convoluta</i> Auct. <i>Convoluta roscofensis</i> Graff
Turbellariés Rhabdocoeles :	<i>Catenula sekeraï</i> De Beauchamp <i>Mesostomum ehrenbergii</i> Focke <i>Gyratrix hermaphroditus</i> Ehrbg. <i>Dalyellia</i> sp. (Flem.) <i>Fecampia erythrocephala</i> Giard
Turbellariés Triclades :	<i>Dendrocoelum lacteum</i> (Müller) <i>Polycelis nigra</i> Ehrbg.

1. Beaucoup de ces animaux ont été recueillis par moi dans les stations zoologiques de Banyuls, Roscoff et Wimereux. Je prie les directeurs de ces stations de bien vouloir trouver ici l'expression de ma reconnaissance pour la bienveillante hospitalité que j'y ai trouvée.

M. le Professeur MERCIER, de Caen, m'a personnellement adressé, à plusieurs reprises, des échantillons de la station de Luc-sur-Mer. Je dois d'autres matériaux de recherches à mes amis et camarades, et notamment à MM. LÉVY, VANDEL et HOVASSE. Je les en remercie ici bien sincèrement.

	<i>Polycelis cornuta</i> (Johnson)
	<i>Planaria gonocephala</i> Ant. Dug.
	<i>Planaria lugubris</i> O. Schm.
	<i>Planaria polychroa</i> O. Schm.
	<i>Planaria alpina</i> (Dana)
	<i>Rhynchodemus terrestris</i> Müller
	<i>Procerodes</i> sp.
Turbellariés Polyclades :	<i>Prostheceraeus vittatus</i> (Montagu)
	<i>Stylostomum variabile</i> Lang
	<i>Cycloporus papillosus</i> Lang
	<i>Prosthiostomum siphunculus</i> (D. Chiaje)
	<i>Thysanozoon brocchii</i> Grube
	<i>Stylochus neapolitanus</i> (Delle Chiaje)
	<i>Discocelis tigrina</i> (Blanchard)
	<i>Stylochoplana maculata</i> Stimpson
	<i>Leptoplana tremellaris</i> (Müller)
	<i>Cestoplana rubrocincta</i> (Grube).
Cténophores :	<i>Beroe ovata</i> Eschz.
	<i>Pleurobrachia pileus</i> Flem.
Trématodes :	<i>Fasciola hepatica</i> (L.)
	<i>Dicrocoelium lanceolatum</i> (Mehlis)
	<i>Dicrocoelium cylindraceum</i> (Zed.)
	<i>Distomum megastomum</i> Rud.
	<i>Octobothrium pollachii</i> V. Ben.-Hesse
	<i>Polystomum integerrimum</i> Rud.
Cestodes :	<i>Hymenolepis diminuta</i> (Rud.)
	<i>Bothriocephalus microcephalus</i> Rud.
Némertiens :	<i>Nemertes gracilis</i> Johnston
	<i>Drepanophorus</i> sp. (Hübrecht)
	<i>Amphiporus</i> sp. (Hübrecht)
	<i>Prosorochmus Claparedi</i> Keferstein
	<i>Prostoma clepsinoides</i> Ant. Dug.
	<i>Prostoma</i> sp.
	<i>Cerebratulus fuscus</i> (Mc Intosh)
	<i>Cerebratulus ferrugineus</i> Bürger
	<i>Lineus longissimus</i> (Gunnerus)
	<i>Lineus gesserensis</i> (Müller)

Pour tous les animaux recueillis j'ai eu soin de noter le lieu et l'époque de capture, ces indications pouvant être

importantes au point de vue de l'état fonctionnel des animaux.

Technique

Dans chaque cas particulier je décrirai les procédés chimiques et expérimentaux que j'ai eus à employer. Mais les techniques histologiques et microchimiques m'ont été d'un usage trop général pour que je ne les décrive pas ici.

1° *Coupes à la paraffine.* — L'expérience des Turbellariés que j'avais acquise dans un travail précédent m'avait montré la facilité avec laquelle leur parenchyme se laisse fixer. Aussi me suis-je contenté, pour le travail courant, du formol picrique de BOUIN ou du liquide de FLEMMING. Ce dernier serait préférable s'il n'excluait pas certaines colorations commodes. J'ai cependant employé à l'occasion d'autres fixateurs classiques, tels que ceux de BRAZIL, de CARNOY, de REGAUD, de ZENKER, le liquide platine de BOUIN, le sublimé alcoolique de SCHAUDINN, etc... Pour certaines recherches spéciales, j'ai eu recours à l'alcool, au formol, ou à d'autres fixateurs que je signalerai plus loin. J'ai employé enfin les procédés de fixation mitochondriale de REGAUD, BENDA, ALTMANN, PRENANT-KOPSCH, SJÖWALL.

Les inclusions ont été faites par les procédés courants. Mes coupes ont une épaisseur de 3 μ , sauf dans des cas particuliers, où une plus grande épaisseur est avantageuse.

2° *Coupes par congélation.* — La congélation m'a servi pour certaines recherches où elle est indispensable, et notamment pour l'imprégnation argentique d'ACHUCARRO.

Il m'a paru nécessaire, en raison de la mollesse des tissus, de congeler des pièces préalablement fixées au formol. Les coupes faites, certaines d'entre elles, servant au repérage, étaient traitées par les colorants usuels, et pouvaient être utilisées pour le contrôle des coupes à la paraffine.

3° *Empreintes et frottis*. — Le procédé des empreintes, employé chez les Vertébrés pour les organes parenchymateux, en en appliquant des fragments sur la lame, donne souvent de bons résultats pour les tissus des Turbellariés. Suivant le but que je me propose, je fixe ensuite l'empreinte par la chaleur, l'alcool-éther, le sublimé alcoolique, le liquide de FLEMING ou celui d'ORTH-REGAUD. On obtient ainsi un excellent matériel d'étude et de contrôle. L'étalement des éléments, lui-même, a parfois des avantages, dans l'étude du chondriome par exemple, qui en devient plus apparent. Le procédé réussit moins bien avec les Trématodes et les Némertiens.

J'ai proscrit les frottis proprement dits, qui déforment trop les cellules des tissus parenchymateux.

4° *Dissociations, digestions artificielles*. — La dissociation mécanique n'est pas satisfaisante ici, les tissus étant trop mous.

J'ai eu souvent de bons résultats par les dissociateurs chimiques, tels que l'hydrate de chloral à 10 p. 100, l'eau chloroformée, l'acide azotique à 40 p. 100, l'acide osmique à 0,1 p. 100, le bichromate de potassium à 1 p. 100. Après les dissociateurs, le collodionnage usité dans l'étude du sang m'a permis d'avoir des préparations stables.

Mais chez les Triclades, où j'ai surtout appliqué ces

procédés, la technique de choix m'a paru être la digestion ménagée par la pepsine à 0,2 p. 100, en présence d'acide chlorhydrique à 0,2 p. 100. L'opération doit être surveillée de près, car la dissociation est terminée en moins d'une demi-heure.

Des digestions plus poussées, par la pepsine ou la trypsine, m'ont fourni quelques données intéressantes, sur lesquelles je reviendrai plus loin.

Sans dissocier, à vrai dire, l'acide acétique étendu permet de distinguer nettement les éléments dans l'observation par transparence.

5° *Colorations générales.* — Le gros de mes recherches a été fait au moyen de quelques colorations fondamentales : pour les pièces osmiquées, surtout safranine et vert lumière, plus rarement safranine, violet de gentiane et vert lumière, ou safranine, violet de gentiane et orange ; pour les autres pièces, hématoxyline au fer, éosine, vert lumière, ou procédé de VAN GIESON (hématoxyline au fer, fuchsine acide et acide picrique), ou encore éosine, orange G et bleu de toluidine, ou enfin divers procédés aux éosinates d'azur.

Ces dernières techniques, notamment, m'ont servi à faire de l'analyse chromatique, au sens d'EHRlich ; je leur ai adjoint dans ce but des colorations au triacide de cet auteur, aux divers mélanges de couleurs acides que lui et son école ont employés, et au mélange pyronine et vert de méthyle de PAPPENHEIM. Il va sans dire que dans tous ces cas j'ai eu soin de n'opérer qu'après des fixateurs indifférents, incapables d'agir sur les affinités chromatiques, tels que le sublimé alcoolique, l'alcool-éther, et même la température de 110°, suivant la technique indiquée par EHRlich. Pour la recherche des granulations

neutrophiles dans les coupes, j'ai usé du procédé recommandé récemment par ELLERMANN (1).

J'ai utilisé parfois d'autres techniques générales : telles celle au bleu polychrome d'UNNA, avec différenciation par l'orcéine alcoolique ou par l'éther glycérique, ou encore celle à l'hémalun de MAYER.

6° *Colorations spéciales et microchimiques.* — Je résumerai brièvement ici ceux de ces procédés qui m'ont servi le plus souvent.

Collagène. Procédé d'ACHUCARRO, à l'azotate d'argent, après coupes par congélation.

Elastine. Procédé de WEIGERT, à la fuchsine-résorcine, et procédé de MINERVINI, à la safranine-résorcine.

Fibrine. Procédé de WEIGERT, à peu près identique au Gram des bactériologistes ; procédé d'HERXHEIMER, à l'alizarine et à l'acétate d'uranyle (2).

Mucine. Procédé de MASSON (3), à l'hématoxyline au fer, aurantia, mucic-carmin.

Graisses et lipoïdes. Outre les techniques à l'acide osmique, et les colorations directes par le soudan III, j'ai utilisé surtout les procédés indiqués par CIACCIO (4), qui peuvent se schématiser ainsi : insolubilisation des lipoïdes par chromisation prolongée, avec ou sans insolubilisation des graisses par l'acide osmique ; coloration au soudan III.

Glycogène. Gomme iodée, après fixation par l'alcool absolu.

1. ELLERMANN. (*Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie u. f. mikrosk. Technik*, t. XXXVI, 1919, p. 56).

2. HERXHEIMER. (*Munch. med. Wochenschr.*, 1909, n° 33).

3. MASSON. (*Bull. Mém. Soc. Anat.*, t. XII, 1910, p. 904).

4. CIACCIO. (*Arch. f. Zellforschung*, t. V, 1910, p. 235).

Phosphore. La technique de MACALLUM (1), que j'ai employée, consiste en un démasquage et une précipitation du phosphore par une solution de molybdate d'ammonium dans l'acide azotique étendu. La durée d'action varie suivant la nature de la substance phosphorée à détruire. Cette destruction une fois effectuée, le phosphomolybdate d'ammonium formé est réduit en oxyde de molybdène vert par une solution de chlorhydrate de phénylhydrazine. Ce procédé a été vivement critiqué par divers auteurs, et notamment BENSLEY (2) et ARCANGELI (3). Ses résultats ne sont donc pas absolument certains. Il a pourtant trouvé des défenseurs, et pour mon compte je donnerai plus loin des raisons de croire à sa valeur.

Fer. J'ai utilisé la réaction classique : démasquage du fer par action plus ou moins prolongée de l'alcool acide, et précipitation par le ferrocyanure de potassium en milieu acide. Le bleu de Prusse formé est rendu plus visible par une coloration de contraste par la safranine et l'acide picrique.

Peroxydases. La benzidine, employée par MADELUNG (4), m'a donné de bons résultats, en présence d'eau oxygénée, pour la révélation de peroxydases.

7° *Colorations vitales; procédés divers.* — La simple observation *in vivo* m'a donné assez peu de résultats. J'ai utilisé des colorations vitales par le rouge-neutre, le bleu de méthylène, le sulfate de bleu Nil, le bleu de crésyl brillant, le brun Bismarck.

Certains éléments se voient bien après fixation par les

1. MACALLUM. (*Proc. Roy. Soc.*, t. LXIII, 1898, p. 467).

2. BENSLEY. (*Biolog. Bull.*, t. X, 1906, p. 49).

3. ARCANGELI. (*Monitore zoolog. Italiano*, t. XVII, 1906, p. 221), et ARCANGELI (*Gazzetta chimica italiana*, t. XXXVII, p. 1).

4. MADELUNG. (*Zeitsch. f. physiol. Chemie*, t. LXXI, p. 204).

vapeurs de formol, d'acide osmique ou d'acide acétique, et coloration immédiate par divers colorants, le vert de méthyle par exemple dans ce dernier cas.

Les colorations supravitales, suivant la technique des hématologistes, par empreintes sur lame enduite du colorant, m'ont été d'un grand secours. Je les ai pratiquées au rouge neutre, au bleu de méthylène, à la thionine, au vert-janus et surtout au mélange de souдан III et de bleu de crésyl brillant, recommandé par CESARIS-DEMEL (1).

1. CESARIS-DEMEL. (*Lavori e riviste di Chimica e Microscopia Clinica*, t. I, 1908.)

RECHERCHES

SUR LE

PARENCHYME DES PLATHELMINTHES

PREMIÈRE PARTIE

ORGANISATION GÉNÉRALE DU PARENCHYME

CHAPITRE PREMIER

Historique

Si, dans une question aussi trouble que celle du parenchyme et de sa structure générale, l'on ne veut pas consacrer de nombreuses pages à un fastidieux historique, il est indispensable de synthétiser les données bibliographiques, et de dessiner simplement les grands courants d'opinion. Mais il convient de s'excuser par avance des erreurs que l'on est exposé à commettre ainsi. Tous les auteurs n'emploient pas les mêmes termes; il est rare qu'ils se rallient purement et simplement à une interprétation déjà exprimée; certaines descriptions sont, de plus, confusément énoncées. Pour qui veut les résumer en peu de lignes, la tâche n'est pas sans danger.

Malgré la grande similitude des questions posées dans

les divers groupes, il m'a paru préférable de faire pour eux plusieurs revues bibliographiques séparées. La chose est possible, car pour la plupart des auteurs les limites des groupes sont des cloisons étanches. L'ensemble en est plus clair et les analogies elles-mêmes ressortent avec plus d'évidence.

I. — Turbellariés

Sur l'organisation générale du parenchyme des Turbellariés on peut distinguer deux avis diamétralement opposés.

Pour VON IHERING (1880), A. LANG (1884), F. SCHMIDT (1886), BÖHMIG (1886 et 1890), LIPPITSCH (1890), RUSSO (1895), SABUSSOW (1897 et 1907), SALENSKY (1907), GELEI (1912), le parenchyme est formé de grandes cellules accolées et vacuolisées; les travées que l'on croit voir ne séparent que les vacuoles; secondairement ces dernières peuvent se mettre en rapport par des perforations des membranes cellulaires. BÖHMIG, qui a donné l'expression la plus complète de cette théorie, affirme que « la charpente du parenchyme est la somme des charpentes cellulaires » (1890, p. 202); quant au liquide qui remplit les lacunes, il est identique à un suc cellulaire. SIXTEN BOCK (1913) hésite à rejeter cette opinion.

Au contraire, pour A. SCHNEIDER (1873), MINOT (1877), VON GRAFF (1882, 1904-08, 1913), FRANÇOTTE (1883), IJIMA (1884), DELAGE (1886), OTT (1892), CHICHKOFF (1892), KELLER (1894), VEJDOWSKY (1895), SABUSSOW (1897), KRSMANOVIC (1898), DORLER (1900), STEVENS (1901), BRESSLAU (1904), LUTHER (1904), C. SCHNEIDER (1904), STOPPENBRINK (1905), WAHL (1908), MICOLETZKY (1907), HOFSTEN (1907),

UDE (1908), A. MIDELBURG (1908), STEINMANN (1908 et 1909), WILHELMI (1909), HALLEZ (1909), PEASLEE (1910), LÖHNER (1910), LÖHNER et MICOLETZKY (1911), SEIDL (1911), BERNINGER (1911), P. LANG (1912), KABURAKI (1920), les cellules du parenchyme forment essentiellement un réseau et les lacunes sont intercellulaires. A la même conception peut se rattacher celle de MRAZEK (1906), sur laquelle j'aurai l'occasion de revenir à propos de *Catenula*. Ainsi la grande majorité des auteurs, et surtout des auteurs récents, se prononce en faveur de cette manière de voir. BÖHMIG lui-même semble s'y rallier en 1906. Je ne cite que pour mémoire l'opinion de HALLEZ (1879), pour qui le réseau est entièrement anhiste : cet auteur y a renoncé lui-même.

II. — Trématodes

LEUCKART (1863) et STIEDA (1867 et 1870) ont considéré, les premiers, le parenchyme des Trématodes comme formé de cellules grandes, vésiculeuses, à membrane épaisse, serrées les unes contre les autres, avec une substance intercellulaire nulle, ou à peu près. Ils ont été suivis par BLUMBERG (1871), LORENZ (1878), VILLOT (1879), SOMMER (1880), MACÉ (1882), FISCHER (1884), POIRIER (1885), WALTER (1893), LOOSS (1885 et 1895), STAFFORD (1896), PRATT (1898), MATARE (1910), ORTNER-SCHÖNBACH (1913). VILLOT, SOMMER et FISCHER précisent leur pensée en comparant le tissu à un parenchyme végétal. WALTER admet dans certains cas, à la manière de LANG, une disparition des membranes et la formation d'un système de lacunes d'origine endocellulaire.

Une conception réticulaire du parenchyme est défendue

par d'autres auteurs : CHATIN (1887), WRIGHT et MACALLUM (1887), FRITSCH (1888), NICKERSON (1893), HOFFMANN (1899), ANGLAS et DE RIBEAUCOURT (1902), HEIN (1904), ROEWER (1906). Pour eux, de nombreuses cellules ramifiées sont anastomosées et laissent entre elles des lacunes. Le réseau qu'elles forment semble avoir été vu dès 1858 par WALTER, qui l'avait interprété comme un système de capillaires.

Les différences spécifiques ne suffisent pas à rendre compte de ces divergences, quoiqu'elles y aient certainement un rôle. Dans l'un et l'autre camp on a étudié, par exemple, *Fasciola hepatica* L. ou *Bilharzia haematobia* Cobbold. L'opposition disparaît si l'on admet, avec TASCHENBERG (1879), KERBERT (1881), ZIEGLER (1883), SCHWARZE (1885), BUTTEL-REEPEN (1902), que dans les mailles du réseau existent des cellules d'aspect variable, mais souvent vésiculeux, et qui peuvent prédominer au point de comprimer le réseau à l'extrême. LEUCKART (1879-86), se ralliant à cette manière de voir, lui a donné un grand développement. La description des Temnocéphales par HASWELL (1887-88) leur attribue cette même structure (1).

Diverses opinions, inacceptables ou difficiles à classer, ont été émises par LETJENI (1881), VON LINSTOW (1889), BRAUN (1879-93). Celle de SCHAUINSLAND (1883) ne concerne que l'embryon à l'éclosion, chez qui le parenchyme est formé de nombreuses cellules accolées.

1. C'est à ce type aussi que PLEHN (1906) paraît rattacher le parenchyme de *Sanguinicola*. Ce genre, d'abord placé dans les Turbellariés, a été classé depuis parmi les Cestodes par son auteur elle-même (1908), et parmi les Trématodes par ODHNER (1911).

III. — Cestodes

LEUCKART (1863) et STIEDA (1864 et 1865) ont donné ici la même interprétation que chez les Trématodes. Elle a été adoptée par SOMMER et LANDOIS (1872), SCHIEFFERDECKER (1874), KIESSLING (1882), VON LINSTOW (1890), KRAEMER (1892).

La théorie opposée, du réseau cellulaire, a eu pour défenseurs MONIEZ (1881); PINTNER (1881), VON ROBOZ (1882), SCHMIDT (1888), LÖNNBERG (1889, 1891 et 1892), WILL (1893), ZERNECKE (1896), RÖSSLER (1902), HEIN (1904), YOUNG (1908) SPÄTLICH (1909). Le travail de ZERNECKE surtout semble digne de confiance, grâce à l'emploi de méthodes spéciales, telles que l'imprégnation argentique. A. SCHNEIDER (1873) et GRIESBACH (1883) paraissent voisins de cette opinion.

LEUCKART (1879-86), ici aussi, a tenté une conciliation, par la même interprétation que chez les Trématodes : le type fondamental serait celui du réseau, mais chez les grands Cestodes les cellules intercalées prédomineraient. Il n'a pas été suivi, sauf peut-être par ORTNER-SCHÖNBACH (1913).

IV. — Cténophores

Les descriptions de CHUN (1880), R. HERTWIG (1880), SAMASSA (1892), C. SCHNEIDER (1904) s'accordent au moins sur les points suivants : le parenchyme comprend un réseau de cellules étoilées et anastomosées, avec, dans les mailles, des cellules migratrices. Il faut, bien entendu, y ajouter les fibres musculaires, qui jouent un grand rôle dans son architecture.

V. — Némertiens

Malgré les dimensions relativement faibles des éléments histologiques, la structure générale du parenchyme n'est discutée chez les Némertiens que sur des points secondaires. Ce résultat est dû aux importantes monographies de BÜRGER (1895 et 1897-1907), et à un travail pénétrant de MONTGOMERY (1897).

Ce dernier distingue chez ces Vers six variétés de « conjonctif » :

1° les « cellules rameuses sans substance intercellulaire fluide » forment sous l'épiderme une sorte de membrane basale, et autour des principaux organes et des muscles des couches conjonctives résistantes ;

2° le « mésenchyme », qui diffère du tissu précédent surtout par l'absence de substance intercellulaire solide, n'existe que chez les animaux qui présentent une cavité du corps ;

3° le « parenchyme » (1) est formé de cellules sphériques ou polygonales par pression réciproque, caractérisées par une membrane biréfringente ;

4° le « tissu conjonctif intracapsulaire » joue à peu près le rôle de la névroglie des Vertébrés ;

5° le « tissu conjonctif interstitiel de l'épithélium » n'existe que dans certains cas, et sépare les cellules épithéliales ;

6° le « tissu conjonctif pigmenté sans substance intercellulaire » semble spécial à la paroi du corps du genre *Lineus*.

1. Le sens étroit où MONTGOMERY prend ce mot m'obligera à le placer entre guillemets chaque fois qu'il devra être entendu en ce sens.

Si on laisse de côté ces trois dernières variétés, d'intérêt spécial, BÜRGER, suivi par SCHÜTZ (1912), ne distingue que le « parenchyme » et le « conjonctif », cette dernière catégorie renfermant sans doute les deux premiers types de MONTGOMERY.

G. SCHNEIDER (1904), chez *Cerebratulus marginatus* Ren., ne paraît pas avoir vu de « parenchyme » ; il distingue un tissu d'enveloppe (*Hüllgewebe*) qui semble répondre au tissu intracapsulaire de MONTGOMERY, un tissu (*Enchymgewebe*) qui correspond peut-être au « mésenchyme », et un tissu fondamental (*Grundgewebe*) identique aux « cellules rameuses sans substance intercellulaire fluide ».

NUSSBAUM et OXNER enfin (1910 et suivants), outre le « parenchyme », distinguent trois sortes de cellules dans le « conjonctif » de BÜRGER : des cellules à gros noyau rond, à plasma homogène peu abondant ; des cellules ramifiées, de caractère mésenchymateux, à noyau allongé ; des éléments amiboïdes, aussi gros ou plus gros que les cellules du « parenchyme », bourrés de pigment, sur lesquels les auteurs insistent beaucoup, en raison de leur importance dans la régénération, et qui sont leurs « cellules migratrices ». De l'aveu de ces auteurs, le caractère pigmentaire de ces cellules paraît en relation avec la présence du tissu pigmenté dans les espèces étudiées, qui appartiennent au genre *Lineus*. Ce serait donc là un fait spécial.

De cette revue un peu confuse faute de nomenclature univoque, ressort au moins que la théorie réticulaire s'applique au parenchyme des Némertiens.

CHAPITRE II

Observations personnelles

D'après la revue précédente il est bien probable, pour qui se refuse à admettre chez des animaux relativement voisins deux schémas de structure fondamentalement différents, que le parenchyme adulte est formé partout typiquement d'un réseau de cellules fixes, et de cellules mobiles baignant dans une substance intercellulaire qui remplit les mailles.

Mais on comprend qu'il soit nécessaire de s'en assurer, de voir aussi comment ce schéma peut subir des flexions propres à expliquer les contradictions, et s'il n'y a pas lieu de le compléter lui-même. C'est ce que je vais essayer de faire par les exemples qui suivent.

1° Polyclades

Stylostomum variable. — Dans cette espèce, comme chez la plupart des Polyclades, les rapports sont particulièrement clairs sur les coupes, en raison de la grande abondance de substance intercellulaire.

Le tissu de la face dorsale est le plus simple (pl. III, fig. 1). On y remarque, outre les fibres musculaires (f. m.), parmi un réseau (r.) que le procédé de VAN GIESON colore en rouge, et qui prend aussi électivement le vert lumière : 1° des cellules musculaires (c. m.), facilement

reconnaissables à leur noyau exsert et à des condensations plasmatiques marginales basophiles, peut-être ergastoplasmiques ; 2° des cellules fixes de parenchyme (c. f.) ; 3° des cellules libres (c. l₁. et c. l₂.).

Les deuxièmes ont un protoplasma relativement peu colorable, et d'abondance très variable, avec des prolongements plus ou moins étoilés qui se continuent dans le réseau ou sur lui. Leur noyau, généralement gros et lisse, montre une structure chromatique nette, tout comme celui des cellules musculaires ; le nucléole est peu distinct.

Quant aux cellules libres, on les reconnaît très facilement à leur noyau très chromatique et généralement (c. l₁.) sans structure, à leur protoplasma très colorable, basophile et souvent très peu abondant, sans prolongements ou à simples lobes courts. Elles se distinguent nettement du réseau. Certaines d'entre elles (c. l₂.), généralement plus volumineuses, ont un noyau moins foncé, où se détache un nucléole ; on trouve entre ces deux types tous les intermédiaires.

A la face inférieure les conditions sont plus complexes. Les cellules libres sont un peu moins abondantes, mais on trouve des éléments qui leur sont évidemment apparentés : leur noyau, assez volumineux, n'a qu'une structure très indistincte, sauf un nucléole bien visible ; leur protoplasma, plus abondant, est presque aussi colorable, et s'étire en prolongements. Il est impossible, ici, de décider si ces cellules sont des stades transitoires entre les cellules libres et les éléments fixes ; on les retrouvera dans l'espèce suivante.

Eparses à la face inférieure, et abondantes surtout dans la région prépharyngienne, on trouve des cellules volumineuses, dont le noyau central ou périphérique a une

structure variable avec leur degré d'évolution ; leur contenu se colore par le vert lumière, et par les bleus basiques avec métachromasie ; je les crois identiques à ce que j'appellerai plus loin cellules vésiculeuses à mucus, bien que la réaction chromatique du muci-carmin ne m'ait donné ici aucun résultat.

Enfin, à la même face et dans la région médiane du corps, on remarque des cellules à inclusions très caractéristiques érythrophiles ou basophiles ; leur noyau est assez volumineux, pourvu d'un très gros nucléole et d'une membrane qui se colore énergiquement par l'hématoxyline. Elles forment notamment un véritable amas en arrière des organes copulateurs.

Prostheceraeus vittatus (pl. III, fig. 4). — Cellules musculaires (c. m.), cellules fixes (c. f.) et cellules libres (c. l_1 et c. l_2) sont ici très semblables à celles de *Stylostomum*. Ici aussi on reconnaît facilement les divers types de cellules libres ; l'accroissement de taille y est seulement plus constant et plus net lorsqu'on passe des éléments à noyau très chromatique (c. l_1) à ceux (c. l_2) dont le noyau, plus clair, est peu structuré et nucléolé. Parmi ces derniers on en distingue même (pl. I, fig. 53-57), dont le protoplasma, très basophile, est granuleux ; ils ont des prolongements souvent très longs, tortueux et variqueux ; on les observe facilement dans des préparations épaisses (9 μ) colorées au bleu polychrome et très différenciées à l'éther glycérique ; les prolongements restent toujours nettement distincts du réseau fondamental.

Tous ces éléments sont bien plus serrés que chez *Stylostomum*. De plus les cellules vésiculeuses à mucus, qui se présentent avec les mêmes caractères, et en plus la

colorabilité au mucicarmine (pl. I, fig. 42-44), sont si nombreuses à la face inférieure, dans les mailles du réseau, qu'elles y forment un véritable tissu, très apparent dans les préparations au vert lumière. On en trouve d'isolées jusqu'à la face dorsale (pl. III, fig. 4, c. v.). Leur développement réduit encore l'espace libre pour la substance intercellulaire. C'est peut-être ce tissu qui, par une turgescence analogue à celle des cellules chordales, confère à cette espèce une consistance particulière.

Les cellules à corps érythrophiles, elles, m'ont paru manquer complètement.

Prosthiostomum siphunculus. — Le parenchyme (pl. VIII, fig. 1) de cette espèce est du même type que chez *Stylostomum*. Les cellules fixes y sont seulement plus nombreuses, et leur noyau a souvent un contour irrégulier. Les cellules mobiles, au contraire, m'ont paru rares. Malgré la petitesse des éléments, j'ai pu y distinguer des formes à noyau entièrement chromatique, et d'autres, plus volumineuses, à noyau plus clair, non structuré et nucléolé.

Les cellules vésiculeuses sont assez petites et rares. A hauteur de la ventouse les deux faces, et l'inférieure surtout, sont garnies d'abondantes cellules à corps érythrophiles (pl. I, fig. 47 ; pl. VIII, fig. 1), dont j'ai dit un mot déjà en 1919, sous le nom de « cellules à rhabdites du parenchyme ».

Enfin, à hauteur du pharynx, des cellules assez volumineuses et à prolongements irréguliers sont bourrées d'une sorte de poussière sidérophile. Elles sont abondantes surtout vers la face supérieure. Leur noyau est pourvu d'un nucléole et rappelle celui des grandes cellules

mobiles. Peut-être sont-elles équivalentes aux cellules à prolongements des espèces précédentes, bien que leur aspect soit assez différent.

Cycloporus papillosus. — Cette espèce rappelle surtout *Stylostomum variable* par la structure générale du parenchyme. L'évolution des éléments libres se poursuit, comme chez cette espèce et chez *Prostheceraeus vittatus*, jusqu'à des formes à longs prolongements irréguliers et granuleux, bien distincts du réseau fixe. Les cellules vésiculeuses existent en assez petit nombre. Les éléments à corps érythrophiles sont au contraire très abondants et favorables à l'étude.

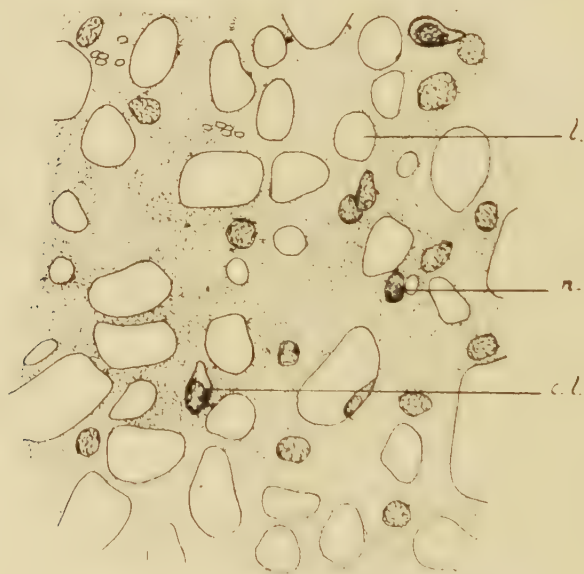


FIG. 1. — *Leptoplana tremellaris*. Parenchyme. Vert de méthyle acétique.

× 700.

c. l., cellule libre ;

l., lacune ;

n., noyau de cellule fixe.

Leptoplana tremellaris (fig. 1). — Ici la richesse en

cellules est à peu près la même que chez *Prosthlostomum*, et, de même, les éléments libres sont relativement rares. Par contre les cellules à mucus sont abondantes, sans cependant être presque contiguës, comme chez *Prostheceraeus*. Les éléments granuleux érythrophiles existent.

Stylochoplana maculata. — Cette espèce diffère de la précédente, au point de vue du parenchyme, par l'absence à peu près totale de cellules muqueuses, et par l'abondance des cellules à corps érythrophiles (pl. I, fig. 39 et 49), qui se trouvent sur les deux faces de l'animal. Les cellules libres y sont cependant plus fréquentes.

Cestoplana rubrocincta. — La grande taille des éléments pourrait faciliter beaucoup l'étude chez cet animal ; je n'en ai malheureusement eu qu'un échantillon dont la fixation n'était pas irréprochable. La substance intercellulaire est peu abondante et de ce fait l'ensemble ressemble beaucoup au parenchyme des Tricladés. Les cellules libres sont très fréquentes ; il en est de même des cellules vésiculeuses à mucus ; les cellules à corps érythrophiles, au contraire, paraissent manquer.

Thysanozoon Brocchii (pl. III, fig. 5). — Le tissu, encore plus pauvre en éléments et plus clairement lisible que chez *Stylostomum*, y présente les mêmes caractères en ce qui concerne les éléments fixes et les cellules libres. Les cellules érythrophiles existent, de même que les cellules à mucus ; les unes et les autres sont de dimensions particulièrement réduites, et se trouvent aussi dans les prolongements dorsaux qui sont spéciaux à ce genre.

Discocelis tigrina. — Le type du parenchyme est inter-

médiaire entre celui de *Stylostomum* et celui de *Leptoplana*. Les cellules érythrophiles sont très abondantes. Les cellules à mucus le sont moins.

Stylochus neapolitanus. — Le type général est le même que chez les autres Polyclades.

2° Triclades

Dendrocoelum lacteum, *Polycelis nigra* et *P. cornuta*, *Planaria polychroa*, *Pl. lugubris* et *Pl. alpina*. — Les types de parenchyme des diverses Polyclades étudiées sont assez différents pour qu'il soit possible, avec un peu d'habitude, de les distinguer au premier coup d'œil. Les Triclades Paludicoles m'ont paru au contraire très homogènes à ce point de vue.

Leurs gros éléments les rendent plus favorables à l'étude cytologique. Par contre la réduction de la substance intercellulaire apporte quelques difficultés à l'établissement des rapports histologiques. Il est indispensable d'employer des coupes très minces, de multiplier les colorations, de s'aider d'empreintes et de dissociations.

On peut ainsi distinguer (pl. II, fig. 35) la plupart des types cellulaires reconnus chez les Polyclades (1) : d'abord des cellules fixes, plates, à prolongements beaucoup moins marqués, à protoplasma peu apparent, à contours

1. GELEI a décrit de toute autre façon le parenchyme de *Dendrocoelum lacteum*, et je crois nécessaire de faire mention spéciale de son travail, tant en raison de sa date récente (1912) que de l'animal étudié, qui m'a aussi servi de base. Malheureusement le mémoire de GELEI, écrit en hongrois, ne m'est connu que par des analyses. Si celles-ci sont fidèles, il m'est impossible de comprendre comment l'auteur a pu reconnaître dans le parenchyme la structure qu'il indique, et notamment les grandes cellules vésiculeuses contiguës, juxta-estinales, qui s'écarteraient pour livrer passage aux liquides provenant de la digestion.

peu distincts, à noyau gros et sphérique souvent pourvu d'un cristalloïde (pl. II, fig. 14), puis des cellules libres relativement nombreuses, très polymorphes, à noyau simple ou lobé, à protoplasma parfois réduit à une très mince couche, parfois abondant et granuleux, mais toujours très colorable et basophile. Les cellules musculaires sont généralement assez difficiles à reconnaître. Chez *Polycelis nigra* cependant (pl. III, fig. 6), leur gros noyau exsert est creusé d'une curieuse vacuole (v.) en forme de tore, peut-être remplie de graisse labile sur le vivant, et vidée par l'action du toluène, à l'exception d'un cloisonnement ténu. Il contient de plus un cristalloïde rhombique (cr.), d'origine peut-être nucléolaire (1).

Les éléments à corps érythrophiles ont un grand développement, tandis que les cellules à mucus sont peu abondantes. Enfin nous voyons ici des cellules à rhabdites, contenues dans le parenchyme, et qui lui appartiennent bien originellement, comme je l'avais fait pressentir en 1919, et comme je l'ai vérifié depuis.

Rhynchodemus terrestris. — Les conditions ressemblent ici aux précédentes. La substance intercellulaire est cependant plus abondante. Il y a beaucoup de cellules libres. Certaines d'entre elles émettent, comme chez quelques Polyclades, des prolongements étendus et irréguliers, indépendants du réseau des cellules fixes.

3° Rhabdocoeles

Mesostomum ehrenbergii. — Les Rhabdocoeles sont très peu favorables à l'étude du parenchyme. En général

1. Ce cristalloïde ne semble pas spécial aux cellules musculaires. Chez *Planaria polychroa*, il ne manque pas de cellules fixes qui le présentent.

c'est leur petite taille qui est gênante; chez ce *Mesostomum* c'est la rareté extrême des cellules, déjà signalée par VON GRAFF. On peut dire simplement que le réseau de cellules fixes existe, et comprend dans ses mailles quelques cellules libres.

Dalyellia sp. (pl. III, fig. 3), *Gyrodactylus hermannophroditus*.

— La structure du parenchyme est calquée presque rigoureusement sur celle des Tricladés. Je n'ai pas vu de cellules à corps érythrophiles.

Catenula sekerai. — Les échantillons sur lesquels portent mes observations ont été recueillis à Bréhat, dans

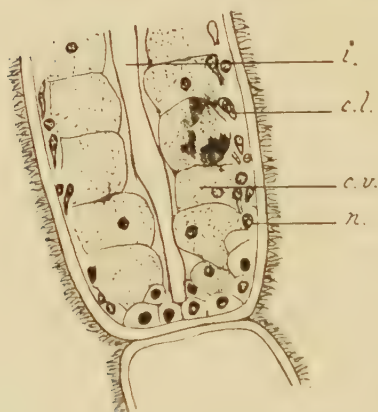


FIG. 2. — *Catenula sekerai*. Région postérieure d'un des zoïtes, examinée *in toto*, après vert de méthyle acétique. $\times 700$.

c. l., cellule libre;
c. v., cellule vésiculeuse;
i., intestin;
n., noyau de cellule fixe.

les mares mêmes d'où DE BEAUCHAMP a plus tard (1919) décrit cette espèce. Il n'y a pas de doute qu'ils ne lui appartiennent, de préférence à l'espèce *Catenula lemnae* Ant. Dug. à laquelle je les avais rapportés en 1919.

MRAZEK (1907) a décrit le parenchyme de *Catenula lemnae* comme formé de cellules volumineuses et contiguës en une seule assise; entre elles il signale des noyaux sans en définir les rapports.

Les observations que j'ai faites sur cette espèce (fig. 2), tant sur le vivant qu'après fixation *in toto* par les vapeurs de formol ou d'acide osmique, me montrent que ces noyaux

appartiennent, au moins en partie, à un réseau de cellules fixes, comprimé entre les grandes cellules, et qui se continue par une couche sous-cutanée de cellules peu différenciées. Les conditions sont analogues, toutes proportions gardées, à celles décrites à la face inférieure de *Prostheceraeus vittatus*, et il me paraît probable que les cellules de MRAZEK (c. v.) sont des cellules vésiculeuses à mucus, situées dans les mailles du réseau. Leur valeur secondaire expliquerait bien comment elles peuvent manquer dans un genre aussi voisin que l'est *Stenostomum*.

Ces résultats sont à peu près conformes à ceux de DE BEAUCHAMP (1919) ; les données de cet auteur sont d'ailleurs plus précises que les miennes : je n'ai pas réussi en effet à obtenir de fixations satisfaisantes, et pour cette raison je n'ai pu faire sur coupes de cette espèce des observations dignes de confiance.

Fecampia erythrocephala. — Après la monographie de CAULLERY et MESNIL (1903) il reste peu de chose à dire sur la biologie, l'anatomie et l'histologie d'ensemble de cet animal. On sait qu'à maturité, lorsque le Ver est près de s'enkyster, le corps est uniquement formé, outre l'épiderme, par les glandes génitales, le vitellogène, les glandes nidamentaires et les cellules allongées radialement que CAULLERY et MESNIL ont appelées cellules vacuolaires. Tous ces éléments, et leur développement, seront étudiés plus loin ; en particulier je donnerai les raisons qui me font admettre l'identité des glandes nidamentaires et des cellules érythrophiles des autres Turbellariés. Mais dès maintenant on peut noter l'absence totale chez l'adulte des éléments libres et du réseau fixe. Cette struc-

ture aberrante est en rapport probable avec la biologie si particulière de l'animal.

4° Acoeles

Convoluta roscofensis. — VON GRAFF (1891) rattache au parenchyme la portion du corps des Acoeles capable de digestion, que cette portion soit formée d'un syncytium digestif ou de phagocytes; les observations embryologiques de GARDINER (1895), celles, morphologiques, de STEVENS et BORING (1905) semblent lui donner raison. Mais l'opinion opposée, qui en fait un endoderme dégénéré, a été soutenue par DELAGE (1886), BÖHMIG (1895), LÖHNER, (1910), LÖHNER et MICOLETZKY (1911). PEREYASLAWZEWA (1892), GEORGEWITCH (1899) et BRESSLAU (1909) l'ont défendue au point de vue embryologique, et la comparaison précise, due à BRESSLAU, de la segmentation des Acoeles et de celle des Polyclades, ne laisse guère de doutes à cet égard.

Aussi ferai-je abstraction de ces éléments pour ne considérer que le parenchyme vrai. Peut-être eût-il été intéressant d'étudier cependant les cellules phagocytaires (*Fresszellen*) dans les espèces où elles se mêlent au parenchyme. Mais *Convoluta roscofensis*, la seule Acoele que j'aie pu étudier d'assez près, n'est justement pas de celles-là.

Le parenchyme périphérique (pl. III, fig. 7) renferme les cellules (z.) de l'Algue symbiote *Carteria*, dont l'évolution est bien connue depuis KEEBLE et GAMBLE (1907). Contrairement à l'opinion de ces auteurs il est d'ailleurs certain que les Algues occupent les mailles (l.) du réseau des cellules fixes (c. f.). Je ne les redécrirai pas, et me bornerai à signaler que fréquemment elles

contiennent de gros globules gras colorables par l'acide osmique. Cette observation, qui me paraît neuve, n'est peut-être pas sans intérêt au point de vue de l'histoire de la symbiose.

Le réseau a des caractères très analogues à ceux du réseau des Triclades. Les cellules libres (c. l.) sont rares. Je n'ai aperçu ni cellules à mucus ni cellules érythrophiles, et on sait depuis longtemps que les cellules à rhabdites manquent chez cet animal. Dans les régions superficielles, par contre, on trouve des glandes à bâtonnets biréfringents de pigment brun, déjà signalé par BRESSLAU (1908); contrairement à ce que j'ai écrit en 1919, ce pigment n'est pas soluble dans le toluène et se retrouve dans les coupes quoique très altéré.

5° Trématodes

Dicrocoelium cylindraceum (pl. IV, fig. 2). — Vers le milieu du corps, la structure rappelle un peu celle de certaines Polyclades : un réseau (r.) colorable par le vert lumière, avec, çà et là, des noyaux (n.); mais ceux-ci paraissent plus dégénérés, et des granulations chromatiques éparses sur le réseau semblent marquer quelquefois leur destruction définitive. Vers la périphérie les noyaux du réseau sont plus intacts, à peu près sphériques et pourvus d'un gros nucléole; ils y sont entourés de masses plasmiques importantes. C'est à la périphérie seule que l'on trouve des cellules libres, à protoplasma très basophile, à noyau plus colorable dans l'ensemble, mais très nettement nucléolé. Dans cette région on observe aussi de nombreuses cellules dont le contenu offre bien des caractères du mucus : coloration par les teintures

basiques et le vert lumière ; légère rétraction en trainées par les fixateurs acétiques. Leur noyau possède un nucléole très net. Ce sont les cellules « sous-musculaires » des auteurs. Qu'à et là, enfin, on y voit de grosses cellules à grains sidérophiles et à énorme noyau pourvu d'un très gros nucléole. Il s'agit là, semble-t-il, des cellules musculaires. Ces deux types cellulaires nous intéressent peu et se retrouvent chez tous les Trématodes : je ne les signalerai plus.

La région antérieure possède des éléments à contenu érythrophile non structuré, à noyau nucléolé très net (pl. I, fig. 33). Certains d'entre eux paraissent en relation avec la surface, dans la région de la bouche.

Distomum megastomum (pl. IV, fig. 4). — Plus que chez aucun autre des Trématodes étudiés, l'aspect rappelle ici celui des Polyclades. Dans un réseau (r.) qui prend intensément le vert lumière, on trouve des noyaux de cellules fixes (c. f.) et des cellules libres (c. l.) réparties dans tout le corps. Le protoplasma de celles-ci est très basophile ; le noyau est clair, pourvu d'un ou deux gros nucléoles. Celui des cellules fixes est généralement plus petit, moins nettement nucléolé et un peu plus irrégulier de forme.

Polystomum integerrimum. — L'extension du parenchyme est ici très réduite par le grand développement de l'intestin ; sa structure est analogue à celle des types précédents. En avant de l'ovaire le réseau présente dans ses mailles un petit amas de grandes cellules claires probablement différentes de celles que l'on étudiera chez *Fasciola hepatica* et *Dicrocoelium lanceolatum*.

Octobothrium pollachii (pl. II, fig. 36 et 37). — Le réseau existe encore ici ; il a cependant un aspect plus lamelleux, et dans son ensemble ne prend pas électivement le vert lumière, mais les colorants protoplasmiques. Il ne se colore d'ailleurs pas davantage par les réactifs de l'élastine. A travers les lamelles, et quelquefois même indépendamment d'elles, courent d'assez rares fibrilles nettement délimitées, qui prennent intensément le vert lumière et la fuchsine acide. Dans certaines régions les lamelles sont comme gaufrées et ondulées (pl. II, fig. 37). Les noyaux de cellules fixes sont répartis sur le réseau. Les cellules libres sont rares. Dans la région antérieure j'ai observé des cellules à contenu érythrophile, semblables à celles de *Dicrocoelium cylindraceum*.

Fasciola hepatica (pl. II, fig. 34). — Supposons que dans les mailles d'un réseau semblable à celui d'*Octobothrium*, mais plus anhiste encore, s'intercalent de grandes cellules claires, à protoplasma fragile et difficile à fixer, sauf par les liquides osmiques, qui compriment le réseau entre elles et sont polyédriques par pression réciproque. Nous aurons alors l'aspect d'un parenchyme végétal. Tel est le cas de la Douve du foie, du moins dans les régions qui entourent le vitellogène. Dans la région du testicule les mailles sont généralement libres, sans que je puisse dire si elles le sont primitivement ou secondairement, par destruction des grandes cellules. Les lamelles du réseau y sont ondulées et gaufrées, comme dans l'espèce précédente (pl. IV, fig. 1).

Dicrocoelium lanceolatum. — Le type est tout à fait analogue au précédent et ne mérite pas une description

spéciale. J'ai représenté cependant (fig. 3) le paren-

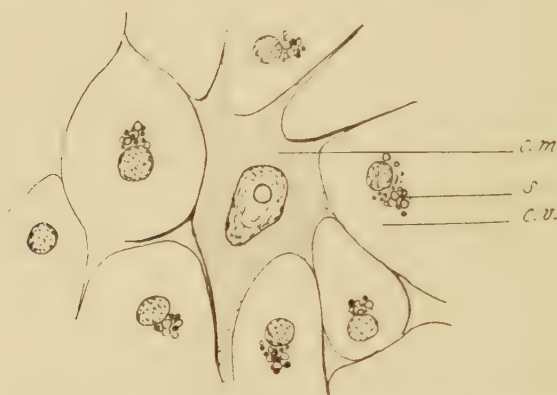


FIG. 3. — *Dicrocoelium lanceolatum*. Parenchyme, Vu par transparence sur le vif. $\times 700$.

c. m., cellule musculaire ;
c. v., cellule vésiculeuse ;
s., amas de ségrégation près du noyau

chyme de cette espèce, vu par transparence sur le vif.

6° Cestodes

Hymenolepis diminuta. — Pour se faire chez les Cestodes une idée exacte du parenchyme, il convient de s'adresser à une partie du Ver assez proche du scolex. C'est cette région qui est représentée dans la pl. IV, fig. 3, chez *Hymenolepis diminuta*. On y voit immédiatement le réseau (r.), les cellules fixes (c. f.), et, tranchant sur eux, les cellules libres (c. l.), à protoplasma beaucoup plus chromatique et basophile. Certaines d'entre elles (c. p.) ont l'aspect granuleux et les longs prolongements que j'ai signalés plus haut chez *Prostheceracnus vittatus*. Les noyaux sont tous assez clairs et nucléolés, mais ceux des cellules libres semblent cependant un peu plus colorables.

Dans les proglottis plus âgés, le nombre des cellules libres diminue beaucoup. Il s'y développe, inversement, des cellules à concrétions calcaires en grand nombre, mais je n'insisterai pas sur elles, ce qui soulèverait la question entière de la sécrétion du calcaire.

Bothryocephalus microcephalus. — Le type de parenchyme est très analogue au précédent. Je n'ai cependant pas vu de cellules libres à prolongements.

7° Némertiens

Drepanophorus sp. (pl. V, fig. 1). — Les éléments cellulaires sont si petits chez les Némertiens que l'étude en est très difficile. Néanmoins, chez *Drepanophorus*, le type de parenchyme est très semblable à celui de *Stylostomum* par exemple. Une substance fondamentale abondante (r.), avec des travées colorées par la fuchsine acide ou le vert lumière, contient des cellules fixes (c. f.) à contours peu distincts et à noyau nettement structuré. En certains points, cependant, la substance fondamentale semble homogène. Les cellules migratrices (c. l.) sont assez polymorphes; les plus petites ont un noyau très chromatique, sans structure, et un protoplasma très réduit. Aux abords des vaisseaux sanguins on trouve quelques cellules à granulations érythrophiles, qui n'ont peut-être que peu de rapports avec celles des Turbellariés.

Lineus longissimus et *L. gesserensis* (pl. V, fig. 2, et pl. VI, fig. 3). — Au point de vue qui nous occupe, les *Lineus* sont à *Drepanophorus* ce que *Prostheceræus* est à *Stylostomum*: c'est à dire que dans le réseau (r.) s'inter-

calent un grand nombre de cellules vésiculeuses à mucus (c. v.), rendues polyédriques par pression réciproque. De plus, vers la face supérieure, entre elles s'étendent des cellules pigmentaires (c. p.), et des éléments (c. pp.) remplis d'une poussière sidérophile, qui semblent être les stades jeunes de ces dernières.

Cerebratulus fuscus, *C. ferrugineus*, *Amphiporus* sp., *Proserochmus claparedi*, *Prostoma clepsinoïdes*, et *Prostoma* sp. Les différences entre ces animaux et *Drepnophorus* sont trop faibles pour mériter une description. Les *Cerebratulus* présentent cependant quelques cellules à mucus éparses, semblables à celles des *Lineus*.

8° Cténophores

Beroë ovata et *Pleurobrachia pileus* (pl. V, fig. 3). — Aux descriptions classiques, d'après lesquelles le parenchyme, abstraction faite des cellules musculaires (c. m.), est formé d'un réseau (r.), de cellules fixes (c. f.) et de cellules libres (c. l.), je n'ai guère à ajouter que la colorabilité élective du réseau par les colorants du collagène.

CHAPITRE III

Conclusions de la Première Partie

Le nombre des animaux que j'ai étudiés est assez grand, semble-t-il, leurs groupes zoologiques et leurs genres de vie sont assez variés, pour que l'on puisse conclure sur la structure du parenchyme des Plathelminthes, même avec l'extension maxima que l'on puisse donner à ce groupe.

Le schéma qui correspond à la réalité dans tous les cas est celui de VON GRAFF, de SCHNEIDER, de ZERNECKE et de la majorité des auteurs : un réseau de cellules fixes ; dans ses mailles une substance intercellulaire et des cellules libres. Pour être complet il convient d'ajouter que des cellules volumineuses, à mucus, à granulations érythro-philés, ou autres, occupent une partie des mailles du réseau. Nous verrons plus loin qu'elles ne sont autre chose que des éléments mobiles, alourdis par leurs sécrétions, et comme échoués là. Ce sont elles qui expliquent l'aspect fréquent de parenchyme végétal. Nous en venons, dans les cas les plus complexes, au schéma de LEUCKART (1879-86) : il ne diffère que secondairement de celui de VON GRAFF.

Ce n'est pas à dire que tout soit faux dans le schéma opposé, de LANG et BÖHMIG, de LEUCKART-STIEDA, et du « parenchyme » selon BÜRGER. Sans doute nous ne pouvons pas admettre qu'en aucun cas, chez l'adulte, nous soyons en présence de grandes cellules accolées, semblables à

des cellules végétales, bien que l'erreur s'explique aisément pour qui a vu une coupe de Douve du foie. Il est clair aussi, d'après les pages consacrées par LANG (1884) à ce sujet (pp. 83-86), que cet auteur n'a pas compris le caractère secondaire des cellules vésiculeuses à mucus, et a été induit en erreur par les analogies chromatiques multiples du mucus et de la substance fondamentale. Mais embryogéniquement le parenchyme n'en commence pas moins par être formé de cellules directement accolées, et nous verrons plus loin (p. 45) qu'il est possible, en un certain sens, d'accepter la phrase de BÖHMIG : « La charpente du parenchyme est la somme des charpentes cellulaires. »

Homologues ou simplement analogues (c'est une question que je ne discuterai pas), nous retrouvons donc chez tous les Plathelminthes un certain nombre de types cellulaires, dont nous allons étudier en détail les principaux (1).

1. Je n'insisterai pas sur les variations localisées que subit le schéma général du parenchyme : mon but est d'étudier ce dernier dans ses rapports avec le sang, c'est à dire surtout dans son rôle trophique. L'anatomie microscopique est d'ailleurs beaucoup plus cultivée que l'histologie comparée, et il n'est guère d'auteur qui n'ait noté les modifications du parenchyme au voisinage de divers organes, dans le pharynx des Turbellariés, la *Culis* des Hétéronémertiens, la membrane basale des autres Némertiens, les membranes d'enveloppe des organes génitaux (pl. VII, fig. 10), etc.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE HISTOPHYSIOLOGIQUE DU PARENCHYME

CHAPITRE PREMIER

Étude des principaux éléments figurés du Parenchyme

Dans ce qui va suivre je parlerai des cellules libres, ou des cellules fixes, ou de tout autre type cellulaire, indistinctement pour toutes les espèces où j'en ai reconnu la présence. Je ne prétends résoudre par là aucune question d'homologie. HALLEZ le premier, d'autres ensuite, ont par exemple nié que le parenchyme fût homologue chez les Triclades et chez les Polyclades. Je ne discute ni ce point ni d'autres analogues. Pour moi j'en ne prétends rapprocher les éléments que par des équivalences fonctionnelles, et s'il s'agit en pareil cas de convergences, loin d'ébranler ma thèse, elles la renforcent singulièrement.

I. — Cellules fixes et substance fondamentale

Les cellules fixes du réseau sont toujours difficiles à bien distinguer. Elles se colorent assez faiblement, leurs contours sont plus ou moins indécis, et souvent elles sont masquées en partie par d'autres éléments, même dans les

coupes très minces. Aussi leur description est-elle généralement très schématique. Une des meilleures figures données jusqu'à présent est celle de SIXTEN BOCK (1913 pl. VI, fig. 16), relative à un élément de *Discocelides Langi* Bergendal.

ZERNECKE a montré par la technique de Golgi que leurs prolongements, chez les Cestodes, s'étendent à de grandes

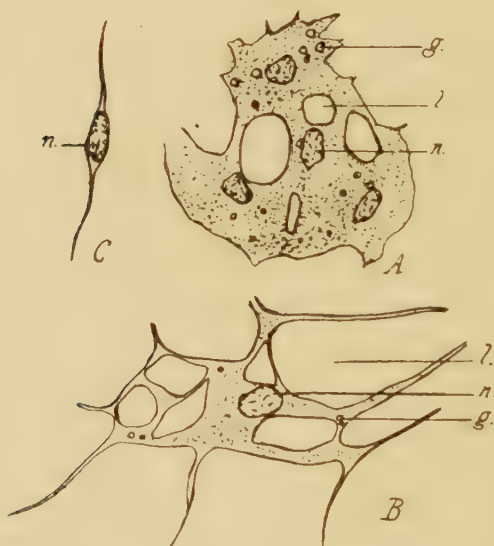


FIG. 4. — *Dendrocoelum lacteum*. [Cellules fixes dissociées par digestion peptique (3 heures 30° pepsine à 2°/oo dans acide chlorhydrique à 2°/oo) $\times$ 700.

A, cellules jeunes, en syncytion net;
B, C, cellules plus âgées;
g, grains de sécrétion;
l, lacune;
n, noyau.



FIG. 5. — *Lineus gesserensis*. Cellules fixes dissociées par digestion peptique (3 heures 30° pepsine à 2°/oo dans acide chlorhydrique à 2°/oo) $\times$ 2000.

A, cellules jeunes;
B, C, cellules plus âgées;
g, grains de ségrégation;
n, noyau.

distances, et s'anastomosent entre eux. La dissociation ménagée par la pepsine m'a permis de me faire, chez les Triclades (fig. 4) et les Némertiens (fig. 5), une idée précise des rapports de ces cellules entre elles : on met

bien en évidence ainsi leur forme rameuse et leurs anastomoses. Un autre caractère important de ces éléments est la structure chromatique de leur noyau, toujours plus nette que dans les cellules libres.

La cellule fixe varie d'ailleurs beaucoup d'aspect avec son âge. D'abord riche en protoplasma, elle diminue peu à peu de volume, et chez les Polyclades, les Némertiens (fig. 5, B, C), les Trématodes, les Cestodes, finit par ne plus présenter qu'une masse protoplasmique insignifiante, entourant le noyau, et de longs filaments comme squelettiques, qui, naturellement, restent anastomosés. Chez les Triclades et les Rhabdocoeles, l'évolution ne va pas aussi loin ; elle se fait cependant dans le même sens (fig. 4). Enfin dans les parties résistantes des tissus, telles que les membranes d'enveloppe des organes, le parenchyme central de bien des Trématodes, le tissu intermusculaire, le derme des Hétéronémertiens, on arrive à la disparition presque complète du cytoplasme.

Parallèlement se fait une réduction du noyau qui, d'abord ovoïde ou sphérique, se flétrit peu à peu et devient irrégulier de forme. Il est réduit à peu de chose dans les tissus spécialisés cités plus haut (pl. V, fig. 5). Il disparaît même complètement dans certains cas pour laisser par exemple le réseau squelettique anhisté qui sépare les grandes cellules des Douves (pl. II, fig. 34, et pl. IV, fig. 1).

La cellule fixe jeune présente une activité sécrétrice assez intense. Elle contient souvent des globules fortement réfringents (fig. 4 et 5, g.), de taille assez variable, mais généralement très faible, que la coloration post-vitale au soudan III montre formés de graisses ou de lipoides. Parfois elle renferme de fines granulations sidérophiles,

ou d'autres que les éosinates d'azur colorent en rougeâtre. Il arrive aussi que la benzidine, en présence d'eau oxygénée, y colore en bleu quelques grains d'abord très fins et disposés en chaînettes, puis de plus en plus gros, irréguliers de forme et désordonnés, la même cellule pouvant en contenir à divers stades d'évolution ; la peroxydase ainsi révélée est thermolabile. Enfin l'imprégnation à l'azotate d'argent par la technique d'Achúcarro met en évidence de nombreuses et fines granulations dont il sera question plus loin (p. 45). Dans quelle mesure ces diverses sécrétions sont-elles distinctes ? Il est bien difficile de le dire. Il semble, en tous cas, que leur élaboration cesse en général dans la cellule vieillie. En rapport avec ces faits le chondriome est développé dans les cellules assez jeunes : il y est formé de nombreux chondriomites et chondriocotes disposés sans ordre (pl. V, fig. 4).

Il faut sans doute rapprocher de ce qui précède les propriétés excrétrices des cellules fixes. Difficiles à mettre en évidence, en raison de l'impossibilité de pratiquer des injections interstitielles de liquides, elles sont cependant certaines. J'ai essayé de faire vivre des animaux dans des solutions de carminate d'ammoniaque, de carmin d'indigo, de tournesol, d'autres colorants encore : ce procédé ne m'a pas donné de résultats. Mais chez des *Dendrocoelum* placés dans une solution de sulfate ferrique à 1/500 (1), la recherche microchimique du fer par le ferrocyanure de potassium révèle, même sans démasquage, des granulations de bleu de Prusse dans nombre de cellules fixes (pl. I, fig. 50-52). Celles-ci semblent quelconques, ou peut-être déterminées par leur âge seul, non par leur

1. Cette concentration est très bien supportée, même plusieurs jours

position par rapport aux canalicules excréteurs. Les essais faits sur *Dendrocoelum* avec d'autres métaux que le fer ne m'ont pas donné de résultats, soit que la mort fût presque immédiate, comme avec les sels de mercure et d'argent, même employés à dose très faible, soit qu'il ne fût pas possible, expérience faite, de déceler le métal dans l'animal, comme avec les sels de cuivre, de plomb, de nickel.

Des résultats analogues m'ont été donnés par des *Lineus gesserensis* placés dans des sels ferriques, mais ce matériel est moins favorable à l'étude. Les colorants cités plus haut ne semblent pas être absorbés, même après injection dans le tube digestif.

Dans des *Planaria* recueillies dans une source sulfureuse, et qui réalisaient ainsi une expérience naturelle, la réaction microchimique du soufre m'a paru de même teindre en noir diffus des éléments analogues aux précédents.

Propriété excrétrice, encore, la formation du pigment mélanique, qui est assez fréquente! Chez les Turbellariés les espèces pigmentées, on le sait, n'ont pas de mélanophores spécialisés. Ce sont les cellules du parenchyme, en particulier les cellules fixes, qui se chargent peu à peu de pigment. Le début de la pigmentation se fait par exemple chez les *Planaria* très peu après l'éclosion. Le processus débute par la périphérie : c'est ce qui a fait qualifier le pigment de sous-cutané; sous-cutané, il l'est en général, en effet, mais j'ai vu des individus très pigmentés de *Planaria* et de *Polycelis* où il envahissait tout le parenchyme.

N'ayant pas d'observations personnelles sur la signification du pigment parenchymateux chez les Plathelmin-

thes, je ne rappellerai pas les idées émises à ce sujet, idées dont on peut trouver le résumé dans BURIAN (1913). Mais j'ai pu isoler de petites quantités de ce pigment, par dissociation acétique des animaux (*Planaria polychroa*), suivie de digestion peptique. Il est insoluble dans les solvants des graisses et les acides, résiste à l'eau oxygénée, mais est facilement soluble dans les alcalis, même à 2/1000, et donne ainsi une solution verte, qui se comporte comme un colorant très acide, et se fixe par exemple électivement sur les rhabdites. Le pigment m'a semblé aussi être riche en fer, car après calcination il donne intensément la réaction du bleu de Prusse; à vrai dire cette réaction n'est pas aussi sûre que la précédente: elle pourrait être due à des impuretés.

Les rapports étroits qu'a la substance fondamentale avec les cellules fixes, et le fait qu'elle en est à coup sûr au moins un produit d'élaboration, obligent à en parler ici.

La colorabilité de cette substance est la même que celle du collagène: elle prend électivement le vert lumière, et aussi la fuchsine dans le procédé de VAN GIESON. Mais on sait qu'il en est ainsi chez les Vertébrés, non seulement pour le collagène, mais aussi pour d'autres substances, telles que la réticuline. Le principal caractère distinctif du collagène est de donner de la gélatine à l'ébullition, et de se gonfler par les acides, l'acide acétique en particulier, tandis que la réticuline n'a pas ces propriétés. J'ai soumis à l'ébullition aqueuse plusieurs grammes de *Dendrocoelum lacteum*, de *Planaria polychroa*, de *Cerebratulus* broyés, sans obtenir de gélatine de façon appréciable, et si l'on objectait que les Triclades sont relativement pauvres en substance fondamentale, il est

loin d'en être de même pour les Némertiens. Quant à l'acide acétique, s'il peut servir de moyen de dissociation, il ne produit cependant jamais un gonflement analogue à celui du collagène.

On n'observe d'ailleurs pas de fibres conjonctives en faisceaux, ni rien qui leur ressemble. Telle était déjà l'opinion d'IJIMA (1884), CHICHKOFF (1892), WOODWORTH (1891), UDE (1908), opinion établie sur le simple aspect morphologique. Ni les colorations électives, ni l'imprégnation argentique, ni les dissociations, ni la digestion tryptique ne m'en ont montré, et les travées souvent décrites (*Bindegewebsbalken* de BÖHMIG, par exemple) ont une toute autre valeur. Elles ne sont pas autre chose que les prolongements cellulaires eux-mêmes, devenus plus ou moins filiformes, comme il a été décrit plus haut, plus ou moins transformés en une substance assez voisine de la réticuline, et isolables par les divers procédés de dissociation.

La méthode d'ACHUCARRO est instructive à ce point de vue. Elle fait apparaître dans les cellules fixes des granulations fines, imprégnées d'argent. La sériation de ces granules, qui est peut-être en partie spontanément réalisée par une origine mitochondriale, mais qui certainement est un résultat fatal de l'amaigrissement cellulaire, leur accumulation dans les prolongements devenus filiformes de l'élément âgé, réalisent l'aspect de travées « conjonctives ». Mais il est vain de chercher entre ces travées et les cellules un autre rapport qu'une relation de continuité : les travées de substance fondamentale sont des portions de la cellule qui ont subi elles-mêmes une transformation chimique. En ce sens, et en ce sens seulement, l'affirmation de BÖHMIG est exacte : « La charpente

conjonctive est la somme des charpentes cellulaires. »

Le processus de transformation n'est jamais très poussé chez les Tricladés (pl. VI, fig. 2). Chez les Némertiens (pl. VI, fig. 1), il va au contraire jusqu'à la formation de véritables fibrilles. Chez les Trématodes enfin, le procédé d'ACHUCARRO met en évidence des réseaux imprégnés d'argent qui, chez la Douve (pl. VI, fig. 6, 7), entourent les grandes cellules claires comme de filets; quelques fibrilles seulement de ces réseaux se teignent par le vert lumière dans d'autres préparations (pl. II, fig. 34, 36 et 37). Les réseaux eux-mêmes servent comme d'armature à des lames colorables par les colorants plasmatiques, qui ne sont autre chose que les restes modifiés des cellules fixes (pl. II, fig. 34, 36 et 37). Dans d'autres régions, et notamment là où les grandes cellules manquent, il n'y a pas de réseau, parfois même pas de fibrilles du tout, et le squelette se réduit aux lames (pl. IV, fig. 1).

Ni la technique de WEIGERT à la fuchsine-résorcine, ni celle de MINERVINI à la safranine-résorcine, ni celle d'UNNA-TAENZER à l'orcéine, ni la digestion peptique ne m'ont décelé de fibres élastiques. Je ne puis, en ce qui concerne les Plathelminthes, que me rallier à l'opinion de C. SCHNEIDER (1904), qui nie l'existence de l'élastine chez les Invertébrés.

II. — Cellules libres

Les cellules libres sont des plus constantes, comme l'ont reconnu bien des auteurs depuis IJIMA (1884), VON WAGNER (1890), CHICHKOFF (1892), KELLER (1894). Elles sont d'ailleurs très faciles à distinguer et à délimiter, en

raison de la forte colorabilité de leur protoplasma. Mais leur variété est toujours restée inaperçue.

C'est chez les Triclades Paludicoles surtout que la grande taille des cellules et l'abondance de matériel vivant m'ont permis de les étudier à fond par des coupes, des empreintes, des dissociations, des colorations vitales et supra-vitales.

Le chondriome y présente tout d'abord deux types bien différents que l'on reconnaît surtout sur coupes ou sur empreintes, fixées et colorées par la méthode d'ALTMANN.

Dans l'un (pl. II, fig. 5, 6, 12, 13; pl. VII, fig. 5) il est formé de fins et courts chondriocoques, comme dans les cellules fixes, mais généralement en plus grande abondance. Dans l'autre (pl. II, fig. 1, 2, 3, 4; pl. VII, fig. 6) il n'est constitué que d'un très petit nombre de grosses mitochondries sphériques, rarement alignées par deux ou trois, d'une façon qui en suggère une multiplication lente. Parfois il est mixte (pl. II, fig. 7, 8, 9), c'est à dire que parmi les grosses mitochondries il en est qui essaient ou qui s'allongent en courts chondriocoques, ou bien qu'aux nombreux chondriocoques sont mêlées quelques mitochondries sphériques plus ou moins en voie de multiplication.

L'un de ces deux types est-il ontogénétiquement plus primitif que l'autre? A priori déjà il est bien probable que oui, et qu'en raison de sa structure c'est le second qui est primitif. C'est ce que prouvent notamment les remarques suivantes : le chondriome formé de grosses mitochondries caractérise aussi les blastomères embryonnaires et les cellules indifférenciées de la jeune larve; c'est lui encore que l'on trouve dans les cellules mobiles qui, on le sait, se groupent pour constituer l'ovaire, le

testicule et le vitellogène (pl. VII, fig. 1, 2, 4); enfin, nombre de cellules glandulaires, et surtout les cellules à rhabdites, dérivent directement, comme on le verra plus loin (p. 76, pl. II, fig. 23, 24, 28, 29), de cellules à grosses mitochondries. Celles-ci apparaissent donc comme des éléments longtemps indifférenciés, des sortes de blastomères tardifs, qui font partie, si l'on veut, d'une lignée sexuelle, mais qui restent capables d'évoluer dans le sens somatique. Ce sont proprement des cellules-souches; mais les auteurs qui jusqu'ici ont employé ce terme ou celui équivalent de STAMMZELLEN, n'ont pas reconnu qu'une partie seulement des cellules mobiles le méritait, et que les autres étaient de véritables cellules somatiques, déjà détachées de la souche.

La comparaison s'impose de ces résultats et de ceux obtenus par ROMEIS (1913) chez l'*Ascaris megalcephala*, par RUBASCHKIN (1910) chez les embryons de Mammifères, par MEVES (1908) et surtout TSCHASCHIN (1910) chez les embryons d'Oiseaux, par AUNAP (1913) chez les Téléostéens. Tous ces auteurs ont constaté l'existence plus ou moins prolongée d'une lignée indifférenciée et germinale (*Stamm- et Urgeschlechtszellen*) distincte de la lignée somatique et caractérisée par un chondriome moins complexe, plus purement mitochondrial. DUESBERG (1911) et ARNOLD (1913) ont généralisé cette conception. Or, les faits chez les Triclades sont du même ordre, avec peut-être plus de netteté et plus de durée encore.

Rien d'étonnant à cela si l'on songe à leur étonnante capacité de régénération, et à la reconstitution répétée de certains des organes génitaux.

Les difficultés de la technique empêchent malheureusement de superposer pleinement l'étude mitochondriale

des cellules libres à leur étude morphologique. Celle-ci y révèle plusieurs types extrêmes, liés les uns aux autres par des intermédiaires.

1° On reconnaît facilement des cellules sphériques au repos, à noyau relativement très volumineux, entouré d'une étroite bordure de protoplasma très basophile. La coloration par la méthode panoptique de PAPPENHEIM fait apparaître le noyau assez clair et à structure uniforme (pl. I, fig. 6). L'hémalun, surtout sur empreintes fixées au liquide de FLEMMING, ou encore le mélange de GIEMSA, indiquent une structure assez uniforme et chromatique (pl. VII, fig. 3). Enfin la coloration de PAPPENHEIM au vert de méthyle-pyronine teint le noyau en vert et le protoplasma en rouge vif, faisant mieux ressortir encore ce dernier, et marquant sa basophilie accentuée (pl. II, fig. 32).

2° D'autres éléments, plus grands, ont un protoplasma plus abondant (pl. I, fig. 1, 2, 3, 7, 8; pl. VII, fig. 9). Leur noyau, très volumineux, à structure assez uniforme, mais pourvu de plusieurs nucléoles très visibles, a généralement une forme irrégulière, lobée, ou même est étiré et subdivisé à la façon d'un noyau de leucocyte polynucléaire. Ces observations se font aussi bien sur coupes que sur empreintes. La forme du noyau est-elle due à la préparation de divisions amitotiques? Je n'ai pas de raisons objectives pour le nier, mais il me paraît certain que le noyau au repos est lobé. La forme des lobes est d'ailleurs très variable (fig. 6).

Ces cellules ressemblent tout à fait aux premiers blastomères, tels que les a figurés MATTIESSEN (1904) et que j'ai pu les revoir. Dans les noyaux des blastomères on retrouve même les formes subdivisées en plusieurs frag-

ments. La seule différence appréciable est que les blastomères, plongés dans un milieu nutritif particulièrement

riche, présentent parfois quelques globules de graisse.



FIG. 6. — *Dendrocoelum lacteum*. Polymorphisme nucléaire des cellules libres du type 2. Empreintes fixées au sublimé alcoolique. Panoptique de Pappenheim. $\times 700$.

3° Ailleurs le noyau a la taille, et à peu près la structure, de celui du premier type. Il est souvent nucléolé. Le protoplasma est très abondant, pas ou peu granuleux

d'aspect, mais souvent creusé de vacuoles plus ou moins nombreuses (pl. I, fig. 4, 5). Par la benzidine et l'eau oxygénée, employées suivant la technique de MADELUNG, on y obtient un bleuissement très vif et rapide de granulations chargées d'une peroxydase (pl. I, fig. 25). La peroxydase en question est thermolabile, et l'exposition à la vapeur d'eau bouillante la détruit en peu de temps. Ce sont encore les éléments de ce type qui, par les colorations intravitales, et surtout par le rouge neutre, apparaissent chargés de sphères colorées (pl. I, fig. 37). Les cellules libres des autres types semblent impénétrables aux colorants vitaux, et il faut peut-être attribuer à ce fait le peu de résultats que l'on obtient par colorations vitales chez les très jeunes Planaires, où les cellules du type 3 ne sont pas encore développées.

Les éléments du type 2 semblent posséder toujours un chondriome du type germinal et indifférencié. Ceux du type 3 au contraire sont toujours bourrés de chondriotes du type somatique. Quant au type 1, il paraît mixte, soit que la différenciation somatique des éléments

libres se fasse par division des cellules indifférentes et modification de leur chondriome dans le sens somatique, soit que plutôt nous confondions dans le type 1, faute de critérium, des éléments indifférents, capables d'acquiescer une plus grande taille et l'aspect du type 2, et des cellules somatiques libres, dont le protoplasma peut s'accroître jusqu'à donner le type 3.

On peut suivre en tous cas, par la benzidine et l'eau oxygénée, une transformation de ce genre (pl. I, fig. 22, 23, 24, 25). Le type 1 ne possède aucune granulation à peroxydase. Celles-ci n'apparaissent que dans des cellules plus volumineuses, souvent vacuolaires et à noyau relativement petit. Elles sont d'abord très fines et associées en chaînettes, à la façon de chondriomites ; même multipliées au point d'être dispersées sans ordre, elles restent encore très fines ; leur coloration est, alors encore, plutôt violette que bleue. C'est plus tard seulement que les granulations, tout en se colorant en bleu franc, grossissent beaucoup, et finissent par remplir la cellule, sous forme de mottes irrégulières, souvent anguleuses, et dont le contour est plus coloré.

Je n'ai pas pu étudier aussi à fond les éléments libres des autres groupes. Mais tout d'abord un fait paraît certain : c'est qu'en général les organes génitaux s'y reforment aux dépens du parenchyme, à chaque maturité sexuelle. Il semble donc nécessaire qu'il y subsiste une réserve de cellules indifférenciées, capables d'évoluer dans le sens génital. Chez les Cestodes il semble, d'après les observations de certains auteurs, comme PINTNER, que ces cellules génitales primitives forment dès le début des massifs de tissu embryonnaire à éléments étoilés et anastomosés ; c'est aussi le résultat auquel je suis arrivé chez

Hymenolepis diminuta : peut-être cette disposition spéciale est-elle en rapport avec la maturité totale de chaque proglottis.

Chez d'autres groupes par contre il est classique que le vitellogène, et probablement le testicule, se reconstituent à chaque période de maturité, par rassemblement de cellules migratrices en des points privilégiés, tout comme chez les Triclades. Bien que je n'en aie pas fait une étude cytologique très poussée, il n'est pas douteux que ces éléments ne soient embryonnaires, qu'ils ne soient de vraies cellules-souches.

Or chez les Polyclades les cellules sexuelles primitives sont apparemment identiques aux éléments libres de grande taille, tels que ceux figurés (pl. III, fig. 1, 4, c. 1₂; voir aussi pl. I, fig. 10). Ces éléments sont donc, au moins en partie, des cellules restées embryonnaires, des sortes de blastomères. Si les colorations mitochondriales que j'y ai tentées ne m'y ont jamais donné de résultats, certaines cellules libres montrent par l'hématoxyline au fer un petit nombre de grosses granulations sphériques, qui rappellent fort le chondriome des cellules-souches de Triclades (pl. VII, fig. 7). Ces éléments sont d'ailleurs capables d'une autre évolution, dans le sens somatique, car ce sont eux qui se transforment chez diverses Polyclades en éléments à longs prolongements tels que ceux décrits p. 22 (pl. I, fig. 53-57) chez *Prosthoceraeus vittatus*.

Enfin la présence de formes de transition montre qu'ils peuvent produire, soit directement, soit par division, des éléments à noyau compact comme ceux des figures 1 et 4, de la pl. III, c. 1₂. (ou de la planche I, fig. 11, 12, 13). Ceux-ci sont peut-être somatiques, à moins qu'ils ne représentent des formes indifférentes, capables de réacquérir

les caractères des cellules-souches certaines. Ils sont donc à peu près équivalents au type 1 des Triclades.

D'autre part l'emploi de la dissociation acétique, avec coloration au vert de méthyle, m'a montré chez *Leptoplana tremellaris*, notamment, des cellules libres à noyau de petite taille, mais à protoplasma abondant, qui représentent peut-être le type 3 des Triclades (fig. 7). Chez *Prosthiosomum siphunculus* il existe des éléments de ce genre qui se chargent de rouge neutre dans les colorations vitales (pl. I, fig. 38) ; la réaction des peroxydases ne m'y a donné cependant que des résultats négatifs.



FIG. 7. — *Leptoplana tremellaris*. Cellules libres du type 3. Examen d'ensemble. Vert de méthyle acétique. $\times 700$.

Les difficultés techniques m'empêchent de préciser davantage. On voit cependant quels éléments divers ont été confondus jusqu'ici chez les Turbellariés sous les noms de cellules migratrices, *Wanderzellen* ou *Stammzellen*. Une partie d'entre eux seulement méritent ce dernier nom, les autres étant manifestement des cellules différenciées dans le sens somatique, incapables de revenir à l'état sexuel.

Les cellules libres des Trématodes ne semblent pas présenter cette variété. Leurs caractères morphologiques, du moins, sont à peu près constants : noyau volumineux, sphérique, clair et nucléolé ; protoplasma très basophile et granuleux (pl. I, fig. 18, 19 ; et pl. IV, fig. 4, c. 1.). Il n'est pas douteux qu'elles ne soient des cellules-souches, puisqu'elles donnent naissance aux éléments sexuels, aux cellules vitellines, aux cellules érythrophiles, etc. Leur chondriome est d'ailleurs formé, dans les cas où j'ai pu le voir, chez *Fasciola hepatica*, de mitochondries

sphériques, volumineuses, mais plus nombreuses que chez les Triclades (pl. II, fig. 10 et 11).

La petite taille de la plupart des cellules libres chez les Némertiens ne permet pas une étude très approfondie (fig. 8 ; pl. IV, fig. 6, A ; pl. V, fig. 4, c. l. ; pl. VI, fig. 3, C et D). Du moins paraissent-elles assez variées. Les plus grandes d'entre elles donnent la réaction des



FIG. 8. — *Lineus gesseren-sis*. Éléments libres. Dissociation acétique. Vert de méthyle. $\times 4700$.

peroxydases (pl. I, fig. 26), et le résultat est très analogue à celui obtenu chez les Triclades. D'autre part le comportement biologique des Némertiens dans le renouvellement des organes génitaux et dans la régénération ne laisse guère de doutes sur l'existence de cellules-souches,

quoique les *Stammzellen* de NUSSBAUM et OXNER ne correspondent guère à l'idée qu'on peut s'en faire, et que pour ma part je ne les aie pas vues.

De tout ce qui précède résulte que dans les cas les plus complexes (Triclades, Polyclades, probablement Némertiens et Rhabdocoeles) il y a deux séries très distinctes de cellules libres : l'une est une série souche, capable de donner aussi bien des éléments sexuels que des cellules somatiques, et caractérisée par un rapport nucléoplasmique sensiblement constant ; l'autre est différenciée définitivement dans le sens somatique, avec rapport nucléoplasmique variable et généralement plus petit que dans le cas précédent. Il se peut que chez les Cestodes les cellules-souches manquent, ou plutôt ne soient pas libres et restent à l'état de mésenchyme embryonnaire, mais que les cellules libres somatiques y existent (pl. IV, fig. 3, c. l.). Chez les Trématodes, par contre, et chez

certaines Turbellariés aberrants (*Fecampia*), ce sont les cellules libres somatiques qui semblent absentes.

En fait, pareille distinction ne peut résulter que de recherches longues et pénibles. Hors de cas très caractéristiques, où la forme de la cellule impose son rattachement à l'une ou l'autre série, il est impossible de le décider assurément à première vue. Aussi ne va-t-il être question que de cellules libres, sans plus de précision, à propos de quelques points de leur physiologie.

Les éléments libres sont-ils réellement migrateurs et ont-ils des propriétés phagocytaires? Les uns l'ont affirmé; d'autres l'ont nié. Nul n'a apporté de preuves. Les expériences de régénération ne peuvent rien donner à cet égard : STOPPENBRINK (1905) l'a dit et je partage son avis. Le jeune tissu du régénérat est trop compact pour qu'on ne puisse pas aussi bien l'interpréter par une prolifération sur place que par une migration. Quant à l'impression que l'on a sur les coupes, de saisir des éléments en mouvement vers la plaie, STOPPENBRINK fait remarquer avec raison que la différence de pression seule pourrait causer une orientation, sans déplacement véritable.

Il y a pourtant un cas d'observation banale où le déplacement est certain : c'est dans la formation des ébauches génitales, et il est étonnant que STOPPENBRINK n'y ait pas songé. J'ai cherché pour ma part à en apporter d'autres preuves par des expériences appropriées. Après des essais divers et vains, j'ai été servi par un hasard. Mon échantillon de *Cestoplana rubrocincta* s'est trouvé parasité par des Grégarines Monocystidées, peut-être de l'espèce *Urospora nemertis* Ai. Schu., et j'ai rencontré dans le parenchyme plusieurs kystes, à divers degrés d'évolution. Autour de l'un deux, qui m'a paru être à la

phase de maturité des gamètes, étaient rangées des cellules libres du type nucléolé. D'autres paraissaient surprises en mouvement vers le kyste. On ne peut faire intervenir ici la différence de pression invoquée par STOPPENBRINK, dans le cas de la régénération, pour nier toute migration. D'autre part le tissu était au repos aux environs du kyste, et les éléments libres étaient encore trop épars autour de lui pour que l'on pût admettre une prolifération. Il semble donc certain qu'ici s'est produite sur des cellules mobiles une attraction chimiotactique, déclenchée seulement vers le moment de la formation des gamètes : les kystes plus jeunes étaient en effet plongés directement dans le parenchyme normal (1). J'ai eu aussi chez *Cycloporus papillosus* des kystes d'une Grégarine probablement identique à la précédente ; ils étaient au début de la syzygie, et n'avaient attiré aucune cellule mobile.

LEHNERT (1891), STEVENS (1901), STEINMANN (1908), LLOYD (1914) ont prétendu observer la phagocytose par des cellules migratrices, phagocytose qui s'exercerait notamment sur les organes génitaux et sur les tissus lésés lors de la régénération. Ces observations ont été discutées et niées par d'autres, comme SCHULTZ (1904), STOPPENBRINK (1905), BERNINGER (1911) ; pour ma part je n'ai rien vu de semblable, pas plus en cas de régénération que chez des animaux où un jeûne expérimental prolongé avait provoqué la destruction de nombreux éléments.

1. Malgré les différences de milieu, cette observation rappelle celle faite notamment par CUÉNOT (1898) sur le comportement des phagocytes du Ver de terre par rapport aux *Monocystis* parasites ; de la même façon l'attraction ne s'exerce qu'au moment de l'enkystement de la Grégarine ; de la même façon aussi, elle n'aboutit qu'à la formation d'une mince pellicule de phagocytes, qui ne paraissent gêner en rien l'évolution des parasites.

CAULLERY et MESNIL (1903), d'autre part, ayant observé certains aspects remarquables lors de l'histolyse de *Fecampia*, entre la ponte et la mort de l'animal, ont émis l'hypothèse qu'il s'agissait de phagocytose. La confusion est en effet très possible. Mais une étude sérieuse m'a montré qu'il s'agissait simplement de débris nucléés de cellules vitellines en dégénérescence (pl. VII, fig. 8) : le noyau des cellules vitellines à maturité est creusé d'une vacuole (voir aussi pl. I, fig. 36) qui se trouve expulsée lors de l'histolyse : le reste du noyau, généralement regroupé, simule un noyau entier, et la vacuole semble un corps phagocyté. Je dois faire remarquer d'ailleurs que chez *Fecampia* adulte il ne subsiste plus d'éléments libres, tous ayant évolué.

Pour mettre en évidence les propriétés phagocytaires des *Wanderzellen*, STOPPENBRINK a tenté des expériences vaines. À la nourriture de ses Planaires, il mêle du cinabre ou d'autres poudres colorées. Les cellules intestinales les phagocytent naturellement, comme on le sait depuis METCHNIKOFF (1891), et STOPPENBRINK espère, en vain, qu'elles les rejeteront dans le parenchyme, où les cellules migratrices les reprendront. C'est sur l'échec de cette expérience, et sur des observations négatives, toujours douteuses, que STOPPENBRINK s'appuie pour nier les propriétés phagocytaires des cellules libres.

Ces propriétés sont cependant incontestables. Pour les mettre en évidence j'ai essayé d'employer la méthode classique : injection, dans les lacunes du parenchyme, de poudres colorées en suspension dans l'eau salée. L'encre de Chine est généralement préférable au carmin, qui peut provoquer des embolies. Ici je n'avais pas à craindre cet inconvénient, et j'ai utilisé le carmin, dont la couleur

évite toute confusion. Mais l'injection d'un liquide est pratiquement impossible : d'abord les lacunes sont trop étroites, et les nombreuses ramifications du tube digestif très gênantes ; et surtout l'animal, qu'on ne peut immobiliser, fuit la canule, ou au contraire se pousse sur elle et est traversé de part en part.

J'ai pu réussir à apporter le carmin aux phagocytes, soit en traversant l'animal d'un fil ou d'une écharde de bois roulée dans le carmin, soit simplement en lui inoculant la poudre sèche avec une aiguille. Les succès sont encore nombreux. Du moins a-t-on quelques cas favorables.

J'ai constaté ainsi sur *Dendrocoelum lacteum* ou *Planaria polychroa*, quelques heures après l'opération, que

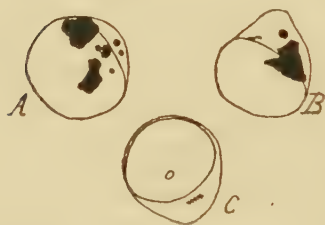


Fig. 9. — *Dendrocoelum lacteum*. Phagocytose par des cellules libres. A, B, phagocytose de carmin inoculé : observation sur le vivant. C, phagocytose d'une Bactérie ; empreinte fixée par le liquide de Flemming ; panoptique de Pappenheim. $\times 1250$.

le carmin avait été phagocyté, d'une part par les cellules intestinales (celui sans doute qui s'était trouvé inoculé dans l'intestin), d'autre part par certains éléments du parenchyme. Je ne puis pas définir tous ceux-ci, mais j'ai des observations précises de phagocytose par des cellules libres (fig. 9, A, B).

J'ai d'ailleurs eu l'occasion, à plusieurs reprises, d'observer dans les mêmes éléments des Bactéries phagocytées (fig. 9, C).

Il n'est donc pas douteux qu'au moins certaines des cellules libres ne soient des phagocytes mobiles. Lesquelles ? C'est ce que l'observation ne laisse pas décider facilement.

En tous cas il semble que les propriétés phagocytaires sont peu développées, et qu'en aucun cas on n'a affaire à des macrophages, capables de phagocyter par exemple des éléments en dégénérescence, comme il en a été décrit non seulement chez les Vertébrés, mais chez d'autres Invertébrés, entre autres par A. SCHNEIDER (1880) et SIEDLECKI (1903).

III. — Cellules vacuolaires de *Fecampia* ; cellules libres à graisses

Je rapproche des cellules libres les « cellules vacuolaires » que CAULLERY et MESNIL (1903) ont décrites chez *Fecampia* pendant la vie parasitaire. Ce sont des éléments allongés dans le sens radial et effilés aux deux bouts (pl. VI, fig. 4). Leur protoplasma, basophile, paraît, avec la plupart des fixateurs, creusé de vacuoles, d'où le nom donné à ces cellules. Mais les fixateurs osmiés, j'ai pu le voir, montrent les vacuoles remplies de graisses. Or à ce stade l'épiderme, comme on devait bien s'y attendre, est absorbant (pl. II, fig. 25), et se montre notamment bourré de mottes graisseuses (1) souvent disposées en séries normales à la surface. D'autre part le vitellogène, situé à l'intérieur du corps, commence à se charger de réserves d'abord grasses (pl. II, fig. 27). Il est naturel d'admettre que les cellules vacuolaires sont l'intermédiaire dans le transport des graisses.

Quelle est leur valeur ? Je ne crois pas qu'elles soient à mettre en parallèle avec les cellules fixes ; elles n'en ont

1. La graisse y a un caractère assez particulier : au lieu d'être en globules, elle a la forme de mottes anguleuses, qui indiquent sans doute un point de fusion assez élevé.

pas la structure nucléaire, elles ne forment pas de substance fondamentale ; elles ne semblent pas non plus excréter les sels de fer quand on y place l'animal. Les cellules fixes me paraissent manquer complètement chez *Fecampia*. Pour les cellules vacuolaires, leur noyau conserve toujours, à l'accroissement de taille près, l'aspect de celui des cellules-souches. Je pense donc qu'il s'agit de cellules-souches directement spécialisées, comme semble aussi l'indiquer leur développement (pl. VI, fig. 4).

Elles ne sont d'ailleurs pas sans analogues chez d'autres Turbellariés. Chez les diverses Triclades on trouve parfois, au voisinage immédiat de l'intestin, des cellules migratrices du type somatique, à protoplasma relativement abondant, qui se chargent d'une ou plusieurs gouttes de graisse (pl. VI, fig. 5). Je n'ai pu démêler leur destinée ultérieure ; il ne semble pas cependant qu'elles transportent la graisse en se déplaçant. On ne les trouve d'ailleurs que chez certains individus, surpris sans doute à un stade déterminé de la digestion ; chez les animaux où une partie des branches intestinales, n'ayant pas pris part à la digestion, est restée libre de graisses, on les cherche en vain à leur voisinage.

Les cellules vacuolaires de *Fecampia* ne me paraissent être que des éléments du même type spécialisés et adaptés à l'absorption continue de la graisse par l'épiderme.

IV. — Cellules granuleuses à longs prolongements

J'ai déjà décrit et figuré ces éléments chez *Prostheceracus ciliatus* (pl. I, fig. 53-57) et *Hymenolepis diminuta* (pl. IV, fig. 3, c. p.), et je les ai signalés chez *Stylostomum variabile*, *Cycloporus papillosus*, *Rhynchodemus*

terrestris. J'ai montré aussi qu'ils sont en rapports étroits avec les cellules libres indifférentes.

Il est remarquable qu'on les retrouve chez un petit nombre d'espèces éloignées, et que par contre ils semblent manquer dans les autres formes étudiées. Tout au plus ai-je eu, chez *Dendrocoelum*, dans une empreinte, une cellule granuleuse et colorée post-vitalement par le rouge neutre, qui, à part de longs prolongements, avait l'aspect d'une cellule libre.

V. — Relations entre le parenchyme et les cellules sexuelles

Il n'entre pas dans le sujet que je me suis proposé de retracer ici l'évolution des cellules sexuelles. Mais il convient de rappeler leur origine à partir des cellules-souches, amiboïdes sauf chez les Cestodes.

A en juger d'après les Triclades, le chondriome embryonnaire, caractéristique, subit peu de modifications dans le testicule et dans l'ovaire : à peine une assez lente multiplication des mitochondries. On peut trouver des spermatogonies en mitose, qui l'ont gardé sans changement (pl. VII, fig. 1), et des oocytes de premier ordre, où les mitochondries sont simplement plus nombreuses, mais de même forme (pl. VII, fig. 2).

Il est vraisemblable qu'il peut en être de même partout pour les cellules mâles, et pour les cellules femelles chez les Trématodes, les Cestodes, les Rhabdocoelides, où l'œuf n'a pas de fonction sécrétrice marquée. Chez les Polyclades au contraire, l'œuf secrète du vitellus, et il faut s'attendre à une active multiplication des mitochondries.

Les cellules vitellines ont une origine analogue : elles

naissent de cellules-souches qui se rassemblent en des points privilégiés. Leurs fonctions sécrétrices marquées exigent le développement intense de leur chondriome. Très vite elles présentent de nombreux chondriomites, puis elles montrent l'ébauche de leurs sécrétions. En même temps la cellule et son noyau ont beaucoup grandi (pl. VII, fig. 4).

Personne, à ma connaissance, n'a noté chez les Triclades que les « cellules vitellines » ne renferment jamais de vitellus. C'est pourtant un fait frappant. Si l'on fait abstraction de vacuoles non colorables, elles ne montrent que les sphères jaunâtres, résistantes, réfringentes et souvent creusées de vacuoles, qui, HOFSTEN (1912) l'a prouvé, sont expulsées plus tard et forment la coque de la ponte, et de plus des gouttes de graisse en nombre très petit et à peu près spécifique (HALLEZ, 1887).

On peut se faire une idée de la nature chimique des sphères jaunâtres, en recueillant un grand nombre de coques, tant de *Dendrocoelum lacteum* que de *Planaria polychroa* et de *Polycelis nigra*, les lavant soigneusement à la potasse bouillante, puis à l'eau, les déshydratant à l'alcool absolu, les passant à l'éther pour les dessécher à l'étuve sans élever trop la température, et en pratiquant sur elles quelques réactions chimiques. La calcination dégage d'abord de la vapeur d'eau et laisse un résidu charbonneux qui disparaît complètement quand on pousse la réaction plus loin. Il n'y a pas de cendres appréciables. Les coques contiennent de l'azote, mais ni soufre ni phosphore (1).

Supposant, d'après leur aspect, que les coques pouvaient

1. Les procédés de recherche de ces corps sont les mêmes que j'ai employés pour l'analyse élémentaire sommaire des rhabdites (1919).

être chitineuses, j'ai essayé l'hydrolyse par ébullition avec l'acide chlorhydrique concentré; j'ai obtenu ainsi une dissolution des coques, sauf un faible résidu brun pulvérulent (1). La solution chaude laisse cristalliser très facilement, par refroidissement, un corps incolore, qui se redissout à chaud, et réduit la liqueur de FEHLING. Ces caractères appartiennent au chlorhydrate de glycosamine, et il est très possible que la coque soit de la chitine. Ses réactions chromatiques et microchimiques confirment cette opinion : c'est ainsi que les globules se colorent en brun par l'iode et donnent la réaction de VON WISSELING par la potasse concentrée surchauffée et l'iode (2).

La chitine se forme ordinairement dans des tissus riches en glycogène. C'est bien le cas ici, et les cellules vitellines, avant leur maturité, donnent la réaction du glycogène par la gomme iodée, je l'ai vu après GELEI (1912). Le fait est d'autant plus remarquable que le glycogène m'a paru très peu abondant chez les Turbellariés, et que GELEI ne l'y signale guère que dans l'intestin.

Les globules chitineux résultent de la transformation de plastes sidérophiles, qui proviennent eux-mêmes du chondriome, et ne perdent que tardivement leur colorabilité en rouge par le procédé d'ALTMANN.

Pour les graisses, l'acide osmique les colore en une

1. Il s'agit là d'un pigment mélanique épars dans la coque, comme il en existe dans bien des téguments chitineux. On sait d'ailleurs, comme le prouve le brunissement progressif du cocon, qu'il se forme après la ponte, sans doute par oxydation lente.

Chez *Polychaerus caudatus* Mark aussi, GARDINER (1895) indique la solubilité des coques dans l'acide chlorhydrique bouillant.

2. Ce résultat est cependant en contradiction avec celui de WESTER (1910), qui nie l'existence de chitine chez les Plathelminthes, et en particulier chez *Dendrocoelum lacteum*. Il est permis de supposer que WESTER n'a pas opéré ses recherches sur des animaux à maturité : il ne signale pas en effet les cocons de *Dendrocoelum lacteum* parmi les œufs où il a recherché la chitine.

teinte primaire noire. La graisse osmiée, dans les cellules vitellines mûres, est presque entièrement insoluble dans le toluène. Il semble donc que, dans les cellules mûres, il y ait très peu de lipoïdes, et que les graisses soient essentiellement des graisses non saturées.

En dissolvant par l'éther bouillant les corps gras du contenu de cocons nombreux, recueillis au moment de la ponte, on peut arriver à une partie des mêmes conclusions : l'extract éthéré ne contient pas de corps donnant le phénomène de la croix noire en lumière polarisée ; il ne paraît pas précipiter comme les lécithines par addition d'acétone à la solution étherée ; et surtout, calciné, il ne donne pas la réaction des phosphates par le réactif azotomolybdique.

A un examen plus attentif, à côté des gros globules gras, l'acide osmique ou mieux le soudan III révèlent des globules plus petits, nombreux, de taille inégale, et dont les plus fins se confondent sans doute avec des mitochondries (pl. VIII, fig. 6). Ces petits globules, de masse totale négligeable, ne sont pas formés de graisses neutres, mais de lipoïdes : même osmiés ils ne résistent pas au toluène. Les méthodes de CIACCIO les révèlent d'ailleurs dans les coupes comme des lipoïdes. Elles montrent aussi que les grosses gouttes de graisses elles-mêmes sont précédées par un stade lipoïdique, comme CIACCIO l'a montré par exemple pour les cellules adipeuses des Vertébrés.

Ainsi la cellule vitelline mûre ne renferme guère chez les Triclades, comme corps gras ou dérivés de corps gras, que de vraies graisses non saturées. Il n'en est pas de même pour l'œuf des Polyclades, qui contient des plaquettes vitellines. Les cellules vitellines de certains Rhabdocoèles aussi, de *Pecampia* tout au moins, con-

tiennent, à côté de graisses, des corps qui semblent vitellins (1). Comment s'expliquent ces différences ?

Il est frappant que le vitellus des Triclades ne paraisse représenté que par des graisses, mais il l'est aussi que l'œuf ait à sa disposition plusieurs milliers de noyaux de cellules vitellines. On peut supposer que l'acide phosphorique, par exemple, qui ailleurs est apporté par le vitellus, est emprunté ici aux noyaux. Nous aurions ainsi en même temps la réponse à une question posée déjà par HALLEZ (1887) : que devient dans le développement la chromatine nucléaire des cellules vitellines ?

En fait on sait par HALLEZ (1887) et MATTIESSEN (1904), dont les descriptions embryologiques me paraissent entièrement valables, que l'utilisation des cellules vitellines se fait suivant deux modes tout différents. Les plus proches de l'œuf se fondent en un syncytium dès les premiers stades de la segmentation, et les blastomères qui y sont épars au début se portent ensuite en partie à la périphérie pour la recouvrir et faire du syncytium une sorte de milieu intérieur primitif. Les autres, beaucoup plus nombreuses, sont absorbées plus tard par l'embryon, au moyen d'un pharynx provisoire, et sont digérées dans l'intestin. Dans l'un et l'autre de ces cas, j'ai cherché à suivre, autant que possible, les transformations des noyaux et des matières grasses.

1. Le vitellogène de *Fecampia* se forme, comme l'ont montré CAULLERY et MÉSNIL, aux dépens de la partie interne du mésenchyme. J'ai constaté que les cellules-souches commencent par se charger de graisses, dont les globules sont sériés en chaînettes (pl. II, fig. 27). Puis apparaissent des plaquettes vitellines, en même temps que la graisse disparaît. A maturité, il ne reste que des plaquettes, et entre elles des granulations et des bâtonnets très basophiles (pl. I, fig. 36). Les plaquettes se colorent par la réaction de MACALLUM, preuve de leur teneur en phosphore. Il est possible que les cellules vacuolaires, à la maturité de l'animal, se transforment aussi en cellules vitellines.

Il semble probable qu'au début de sa formation le syncytium vitellin est bien vivant. Les cellules vitellines ont encore une activité amiboïde dans le cocon, comme l'a vu le premier von SIEBOLD (1841). Les noyaux du syncytium ne semblent pas altérés au début ; les caractères chromatiques du cytoplasma ont peu changé ; la réaction microchimique du phosphore suivant MACALLUM donne des résultats analogues à ceux obtenus sur les cellules vitellines : coloration lente des noyaux seuls. Les globules gras ont pourtant déjà disparu, et le syncytium prend par l'acide osmique une coloration bistre diffuse, soluble au toluène.

Dès la formation de l'ectoderme, l'aspect change : l'homogénéité du syncytium devient de plus en plus parfaite ; ses noyaux dégénèrent, se fragmentent et disparaissent. Il subsiste quelque temps encore des granulations basophiles, qui donnent la réaction du phosphore, et qui peuvent être des restes nucléaires, ou des ébauches de vitellines. Les blastomères sont plongés dans une sorte de sécrétion holocrine, que l'acide osmique continue à colorer en bistre. A ce stade MATTIESSEN indique, et j'ai vérifié, qu'un fixateur formé d'alcool, de chloroforme et d'acide acétique dissout une partie du syncytium assez considérable pour qu'on puisse détacher l'endoderme et l'ectoderme. Cette action est due à l'alcool et au chloroforme et indique la haute proportion des matières grasses dans le syncytium.

Dans les cellules vitellines englouties par l'embryon les modifications chimiques sont beaucoup plus brutales, donc plus nettes. Les altérations digestives progressent naturellement de la périphérie vers le centre. Elles sont assez variables ; ici la structure devient de plus en plus

grossière et la basophilie augmente ; là il y a tendance à former des plaques amorphes, hyalines, très oxyphiles et riches en phosphore. Les contenus des différentes cellules restent distincts bien après leur transformation chimique. Les noyaux sont vite altérés, et se montrent bien plus rapidement et intensément colorables par la réaction de MACALLUM. La graisse disparaît, en même temps que se forment des plaques phosphorées. La matière phosphorée de celles-ci est d'ailleurs soluble dans l'alcool bouillant, car un traitement par ce réactif supprime la réaction de MACALLUM.

Ainsi, malgré les très grosses différences entre les deux processus d'utilisation des cellules vitellines, il semble bien que dans les deux cas graisses et nucléoprotéides du noyau soient amenées à réagir pour donner entre autres des équivalents approximatifs des vitellines. Cette hypothèse s'accorderait bien avec une indication malheureusement sommaire de HOFSTEN (1912) : chez certains Rhabdocoeles il se fait une synthèse de vitellus lors de l'utilisation des cellules vitellines (p. 124).

Je noterai en terminant que si la recherche microchimique du fer dans le syncytium vitellin ne m'a pas donné de résultats, les cendres du contenu de cocons, au contraire, m'ont fourni la réaction du bleu de Prusse. Il n'est donc pas douteux que les cellules vitellines contiennent du fer, la masse des œufs étant tout à fait négligeable. La contradiction résulte, soit de la stabilité de la matière protéique ferrique, soit de sa faible teneur en métal.

Chez les Trématodes, le développement et la destinée des cellules vitellines sont beaucoup mieux connus, surtout depuis les travaux d'HENNEGUY (1906) et de GOLDSCHMIDT (1909). Aussi ne ferai-je qu'ajouter quelques renseigne-

ments sur la transformation des cellules-souches en cellules vitellines. Les mitochondries commencent par se répartir à peu près régulièrement autour du noyau (pl. II, fig. 21), puis certaines d'entre elles, généralement plus périphériques, grossissent, en conservant leur colorabilité par la fuchsine dans le procédé d'ALTMANN. Les autres, d'abord moins nombreuses, ne font à ce stade que se multiplier (pl. II, fig. 20). Dans une deuxième phase, les sphères périphériques perdent leur colorabilité, tandis que le noyau dégénère, comme on le sait, et que les mitochondries centrales se gonflent pour donner les vacuoles qu'HENNEGUY qualifie de vitellines (pl. II, fig. 19). Ces vacuoles restent longtemps pourvues d'une écorce mitochondriale. Quant à leur contenu il me paraît être formé essentiellement de glycogène : c'est à elles, en effet, qu'il faut rapporter la grande richesse en glycogène des cellules vitellines chez les Trématodes, richesse signalée déjà par ORTNER-SCHÖNBACH, et que j'ai revue. A la vérité, d'après cet auteur, ceci n'est vrai que pour *Fasciola hepatica*, espèce à laquelle se rapportent aussi mes observations. Les autres types étudiés par ORTNER-SCHÖNBACH ne contenaient en effet de glycogène que sous une forme masquée, d'ailleurs énigmatique. Les réserves vitellines semblent au surplus très variables chez les divers Trématodes : chez *Dicrocoelium cylindraceum*, par exemple, j'ai vu que les cellules vitellines, dans l'utérus, renferment des globules de graisse qu'on chercherait vainement chez la Douve.

VI. — Relations entre les cellules fixes et les cellules libres

La question des relations entre les cellules fixes et les cellules libres a été très discutée. Laissant de côté toute

énumération bibliographique, je rappellerai seulement que la majorité des auteurs voit dans les cellules fixes une simple forme passagère des cellules mobiles : il suffirait d'une extension ou d'une rétraction de pseudopodes pour passer des unes aux autres. D'autres chercheurs, au contraire, considèrent les cellules fixes au moins comme des éléments spécialisés, et attribuent aux éléments libres seuls, par exemple, le rôle reconstituteur dans la régénération. Les contradictions s'expliquent par l'imprécision des preuves apportées dans un sens ou dans l'autre.

L'étude morphologique faite plus haut nous permet cependant de nous prononcer contre la première théorie. La spécialisation nucléaire, que j'ai remarquée le premier, exige en tous cas autre chose qu'une rétraction de pseudopodes pour la transformation en cellules mobiles. L'extension de pseudopodes, d'autre part, ne donne pas de cellules fixes, mais bien des cellules à prolongements indépendants du réseau, qui n'ont rien à voir avec les éléments fixes. J'ai mis en évidence aussi la lente dégénérescence réticulaire des cellules fixes : on imagine difficilement que la cellule ainsi dégénérée reprenne, sans plus, par une simple rétraction de pseudopodes, la jeunesse et les hautes capacités évolutives qui sont l'apanage des éléments mobiles.

Mais ce n'est pas à dire que l'évolution vers la cellule fixe, une fois engagée, ne peut plus être arrêtée ni revenir en arrière, quelles que soient les circonstances. Cette question est plus délicate que la précédente, et exige l'examen des rapports entre les deux types cellulaires dans l'ontogénèse, chez l'adulte normal, et dans les cas de traumatisme.

Je n'ai étudié le développement que chez les *Tricladés*. On sait qu'ici les blastomères sont, dès le début, des cellules mobiles du type indifférent. Leur multiplication très rapide les amène à être contigus. Puis la multiplication se ralentit, tandis que la croissance de l'animal continue. Les cellules sont donc à ce moment écartées les unes des autres; elles restent pourtant en rapport par les ponts intercellulaires, origines premières des anastomoses des cellules fixes. A ce moment il ne semble pas subsister de cellules mobiles. Celles-ci ne reparais-sent que plus tard.

On arrive à des résultats analogues par l'étude de l'adulte. Les descriptions des types extrêmes, données plus haut, sont relatives à des régions médianes du corps, particulièrement évoluées à ce point de vue. Mais sur les bords de la Planaire la distinction des éléments fixes et mobiles est à peu près impossible. Pas de cellules libres à contours francs, à protoplasma basophile; pas non plus, d'autre part, de noyau à réseau chromatique net. Dans cette région, aussi bien chez les *Polycladés* que chez les *Tricladés*, le tissu reste essentiellement un ensemble de cellules à ponts intercellulaires. A mesure que l'on se rapproche du centre du corps, se différencient les éléments des deux types. Ailleurs que chez les *Tricladés*, on pourrait interpréter ce résultat, peut-être, comme une première différenciation dans deux directions opposées. Mais ici les blastomères ont été d'abord des cellules mobiles qui reprennent le même caractère après un début d'évolution vers la cellule fixe. Chez les *Trématodes* aussi il semble que l'on observe des faits analogues: le tissu qui correspond aux bords du corps chez les *Turbellariés* y est seulement réparti sur

tout le pourtour, dans la région sous-épidermique.

La plupart des réponses données sur la spécialisation ou la non-spécialisation des cellules fixes sont le résultat de recherches histologiques sur la régénération. Il semble que cette méthode doive être très favorable. Il n'en est rien. Après avoir fait plus de cent essais de ce genre, après avoir provoqué dans le parenchyme des troubles par des lésions de toutes sortes, amputations, cautérisations, lésions par étincelles électriques, introduction de fils et de corps étrangers, je n'ai pu obtenir à ce point de vue une seule donnée nouvelle digne de confiance. Il n'est pas douteux, on le sait, que le tissu du régénérat est formé d'abord de cellules libres accolées, ressemblant à des blastomères, et qui se différencient plus tard à peu près de la même façon que dans l'ontogénèse. Il est probable, comme on l'admet, que nombre de ces cellules proviennent d'une migration et d'une multiplication des cellules l'ayant subie. Mais n'y a-t-il pas aussi prolifération sur place, aux dépens des éléments fixes? Il est impossible de le préciser, faute de pouvoir reconnaître à coup sûr la nature des cellules en mitose, et de pouvoir comparer rigoureusement l'état initial et l'état final du tissu.

Il me paraît certain, en résumé, que les cellules fixes sont bien le résultat d'une spécialisation marquée; ceci n'empêche pas qu'au début elles puissent reprendre l'état de cellules mobiles, mais cette faculté s'éteint rapidement, à mesure que croît leur spécialisation.

Les cellules libres, au contraire, sont assurément, quoi qu'en pense notamment STEINMANN (1908), au moins en partie de véritables blastomères, et constituent une réserve de matériel indifférencié. Une autre part de la réserve est

représentée par le tissu peu caractérisé des bords du corps.

VII. — Cellules vésiculeuses à mucus des Turbellariés et Némertiens

Prostheceræus rittatus est l'objet de choix pour l'étude de ces cellules (pl. III, fig. 4, c. v.). Leur contenu se coagule par l'acide acétique en traînées brillantes ; il prend électivement le vert lumière, l'acide picrique, le bleu de méthylène, la thionine avec métachromasie, et enfin, généralement le mucicarmine (pl. I, fig. 42, 43, 44). Il est donc sans doute très riche en mucine. Beaucoup de ces colorants peu spécifiques le différencient mal du conjonctif. Mais une triple coloration à l'hématoxyline au fer, aurantia, mucicarmine permet de distinguer nettement les cellules et leurs divers stades d'évolution.

On voit (pl. I, fig. 40-44), la cellule mobile indifférenciée, à protoplasma basophile, à noyau relativement peu chromatique et pourvu d'un nucléole, grandir et se charger de granulations qui commencent à se teinter au mucicarmine. Le protoplasma ne forme plus que des travées reliant le noyau à la périphérie. Puis ces travées elles-mêmes sont de moins en moins apparentes, tandis que le mucus se colore intensément. Le noyau, qui avait acquis d'abord une structure nette, se met alors à dégénérer, devient pycnotique, irrégulier, et ne forme plus finalement qu'un bloc sidérophile dans la cellule. Tout ceci se passe dans les mailles conjonctives, où les cellules métamorphosées s'immobilisent, comprimant plus ou moins le réseau interposé.

La différenciation des éléments analogues suit mani-

festement la même voie chez *Cycloporus papillosus*, *Lep-
toplana tremellaris*, *Dendrocoelum lacteum*, *Planaria
polychroa*, *Polycelis nigra*, *Lineus longissimus* et *L.
gesserensis*. Chez les *Lineus*, notamment, ce sont eux qui
forment la partie caractéristique du « parenchyme » de
BÜRGER (pl. I, fig. 45, et pl. V, fig. 2).

Ce sont peut-être ces éléments que GELEI (1912), chez
Dendrocoelum lacteum, appelle cellules vésiculeuses, et
où il trouve du glycogène, concurremment avec les cel-
lules intestinales. N'ayant pu lire le mémoire de cet
auteur, je ne puis en être sûr.

Si l'assimilation faite plus haut est exacte, les cellules
vésiculeuses de *Catenula* (fig. 2, c. v.) sont aussi de ce
type. A leur description je n'ai plus rien à ajouter, sauf à
propos de l'action des colorants vitaux, qui y font appa-
raître des sphères colorées en assez grand nombre.

VIII. — Grandes cellules des Trématodes

La place que tiennent les cellules à mucus chez *Lineus*
et chez nombre de Turbellariés est occupée chez certains
Trématodes, tels que *Fasciola hepatica* (pl. II, fig. 34) et
Dicrocoelium lanceolatum (fig. 3), par les grands élé-
ments qui donnent à l'ensemble l'aspect de parenchyme
végétal. SCHWARZE (1885) a décrit chez divers Cercaires
l'apparition de ces éléments : il n'y a pas de doute qu'ils
ne proviennent de cellules d'abord mobiles dans les
mailles du réseau.

On ne peut pas les identifier aux cellules à mucus des
Turbellariés : l'aspect en est tout différent. Leur contenu,
lorsqu'il est bien fixé, ce qui est difficile à obtenir, est
finement granuleux, et ne présente pas la structure assez

grossière des éléments précédents. De plus il se colore mal par le vert lumière, loin d'avoir pour lui une affinité élective. Bref, ces cellules, dont les noyaux ne se flétrissent pas comme chez les Turbellariés, paraissent plutôt moins spécialisées.

Elles ont une activité sécrétoire intense. La masse plasmique présente de nombreuses granulations irrégulières, volumineuses et groupées, qui ne sont pas des artifices dus à la fixation, car je les ai observées chez *Dicrocoelium* vivant (fig. 3, s.). Beaucoup de ces cellules se teignent en brun acajou par la gomme iodée après fixation à l'alcool : preuve de leur richesse en glycogène, qui a été montrée déjà par ORTNER-SCHÖNBACH (1913) au moyen de la méthode de Best.

Chez la grande Douve, où l'activité sécrétrice semble particulièrement marquée, la coloration mitochondriale d'Altmann montre dans ces cellules de très nombreux grains fuchsinophiles (pl. II, fig. 15-18), qui n'occupent pas tout le protoplasme, laissant toujours une sorte d'ectoplasma homogène. A ces grains en sont mêlés d'autres, qui réduisent l'acide osmique, sont détruits par les solvants des graisses, et qui sont épars, ou au contraire groupés en un amas compact, peut-être autour de la sphère. Les grains fuchsinophiles, s'ils ne sont pas eux-mêmes des mitochondries, en dérivent en tous cas par accroissement de taille, comme le montre la figure 15, où l'on voit des chondriomites et des chondriocotes (1).

1. Ces grains rappellent les grains de glycogène figurés par ORTNER-SCHÖNBACH dans les mêmes cellules, que cet auteur interprète d'ailleurs autrement. A mon sens il ne faut pas conclure à une superposition normale, car la méthode de Best précipite le glycogène et ne respecte pas son aspect morphologique réel. Il est probable simplement que la précipitation s'effectue sur mes grains fuchsinophiles.

Il semble que ces cellules à ectoplasma abondant dérivent elles-mêmes d'éléments tels que celui de la figure 16, où le plasma est entièrement bourré de chondriome.

ORTNER-SCHÖNBACH admet l'existence d'éléments analogues chez tous les Trématodes et chez les Cestodes. Pour ma part, je ne les ai pas vus en dehors des deux espèces citées plus haut, et les figures données par cet auteur à propos du glycogène chez les Cestodes me paraissent représenter bien plutôt des lacunes intercellulaires.

Sur le rôle biochimique de ces cellules, je puis risquer une hypothèse. L'organisme des deux Douves du foie est extraordinairement pauvre en graisses, non seulement par rapport à celui des Turbellariés, mais même relativement à d'autres Trématodes. On n'en trouve pas dans les cellules intestinales, mais uniquement dans les grandes cellules précédentes, où elles sont manifestement un produit d'élaboration, et d'autre part dans la paroi des canaux excréteurs, sous forme de boules qui sont rejetées dans la lumière. Ce dernier fait est assez remarquable, bien qu'à ma connaissance il n'ait pas encore été noté.

Or WEINLAND (1910) a remarqué que les Trématodes (il avait en vue la Douve) peuvent dédoubler le glycogène en acides gras et gaz carbonique, et se procurer ainsi assez d'énergie pour mener une vie anoxybiotique. La sécrétion de graisses dans des cellules très riches en glycogène me fait supposer que le dédoublement serait l'œuvre de ces cellules. La graisse serait ensuite, naturellement, éliminée sans combustion. Les espèces qui présentent ces cellules et surtout qui excrètent des graisses seraient donc les seules à vivre en anaérobies, et

il conviendrait de ne pas généraliser outre mesure la remarque de WEINLAND.

IX. — Cellules à rhabdites des Triclades et des Rhabdocoelides

Je ne reviendrai pas ici en détail sur les rhabdites, que j'ai étudiés spécialement et de façon plus générale en 1919. Il me suffit de compléter et de confirmer sur certains points mes indications d'alors.

J'avais supposé que, dans les cellules de parenchyme, les rhabdites se formaient aux dépens de mitochondries, mais la preuve décisive me manquait. Depuis lors, les éosinates d'azur, appliqués à des empreintes du parenchyme des Triclades, m'ont fait voir de petits rhabdites très fins et possédant déjà toutes les propriétés chromatiques des gros (pl. I, fig. 9). Je leur ai vu parfois, à ce stade, une forme nettement cristalline. De plus, sur des empreintes analogues, la coloration mitochondriale d'Altmann, succédant à une fixation appropriée, montre que ces petits rhabdites eux-mêmes proviennent de mitochondries en bâtonnets dont le nombre est assez faible dans la cellule (pl. II, fig. 23, 24, 28, 29). Le type spécial de ce chondriome semble indiquer une dérivation directe à partir des cellules-souches, par allongement de leurs mitochondries (1). Il ne peut donc être question d'une origine épidermique des cellules à rhabdites du parenchyme, comme elle a été décrite souvent.

1. Il m'est impossible de dire dans quelle mesure ces indications coïncident avec les descriptions peu compréhensibles données par von Voss (1912) chez *Mesostoma ehrenbergii* Focke. Le travail de von Voss m'était resté inconnu en 1919.

J'avais nié formellement, inversement, que les rhabdites de l'épiderme fussent d'origine parenchymateuse, comme le veulent certains auteurs. Une nouvelle preuve m'a été donnée par l'observation d'embryons de *Triclades*, où les rhabdites apparaissent dans l'épiderme dorsal bien avant de se montrer dans le parenchyme. Ils y naissent sans doute aux dépens de corps basaux, comme je l'ai montré pour les adultes; en tous cas, après la poussée des cils. Quant à la description de KOROTNEFF (1909), d'après lequel des cellules « phagocytaires » chargées de rhabdites s'insinueraient dans l'épiderme, elle est purement fantaisiste, et j'ai donné (1919, p. 232) une interprétation bien plus exacte et plus simple des éventails de rhabdites, que KOROTNEFF prétend expliquer ainsi.

Au reste ce n'est pas la seule critique que l'on puisse adresser à son travail. En ce qui concerne ses soi-disant mitochondries, BLOCH (1912), à juste titre, en a laissé subsister peu de chose (1). Il y aurait encore beaucoup à dire sur la légèreté avec laquelle, ayant baptisé « chitine » des corps brillants trouvés dans l'épiderme de l'embryon, et qui ne sont évidemment autre chose que des rhabdites, il en déduit une exfoliation de l'épiderme et une sécrétion de coque embryonnaire, qui sont de pure invention.

Au point de vue chimique, je puis ajouter aux données de mon travail précédent que les rhabdites contiennent

1. Le travail de BLOCH ne m'a été accessible que par une analyse sommaire. Je le regrette d'autant plus que cet auteur semble être un des rares qui aient fait un effort cytologique véritable. Elle a étudié notamment le chondriome de divers éléments, mais non, semble-t-il, celui des cellules du parenchyme. Je ne peux, en tout cas, que reconnaître sa priorité pour celles de mes observations qui coïncideraient avec les siennes.

du fer; comme je l'avais indiqué, il n'est pas décelable microchimiquement, mais les cendres de rhabdites donnent sans difficulté la réaction du bleu de Prusse.

J'ai montré précédemment que les rhabdites contiennent de grandes quantités de phosphore organique : j'ai cherché depuis à éprouver sur eux la réaction de Macallum. Comme on pouvait s'y attendre le phosphore des rhabdites s'est montré très difficile à démasquer. Il faut laisser les coupes dans le réactif azoto-molybdique pendant 20 heures à 33°, plus longtemps encore à froid. Mais la coloration verte obtenue dans ces conditions à leur niveau est plus intense que celle donnée par les noyaux ou par n'importe quel élément phosphoré du Turbellarié. C'est là, à la vérité, une épreuve, plutôt de la valeur de la méthode que de la présence du phosphore dans les rhabdites, celle-ci n'étant pas douteuse. La lenteur de la réaction est cependant une confirmation de la nature nucléoprotéidique des rhabdites, nature que j'avais supposée sans réussir à l'établir complètement.

J'avais laissé en suspens, en 1919, la question du rôle biochimique des rhabdites : produits d'excrétion ou matières de réserves. En comparant à mes données sur *Pecampia* celles de GAULLERY et MESSIL, j'étais amené cependant à pencher pour la dernière hypothèse, dans ce cas du moins. J'ai pu depuis vérifier en effet l'absence totale des rhabdites chez la forme parasite, et constater que l'apparition des premiers rhabdites de l'adulte se fait chez cette forme, très peu avant l'enkystement, aux dépens de corpuscules basaux et au voisinage immédiat de noyaux qui deviennent plus chromatiques, c'est à dire comme je l'avais déjà décrit. La poussée n'est pas terminée à la sortie de l'hôte.

Ainsi, d'après CAULLERY et MESNIL, la larve a des rhabdites, qui selon moi représentent des réserves de nucléoprotéides empruntées au cocon. Elle les consomme sans doute après avoir pénétré dans le Crabe, au cours de sa croissance. Puis l'animal adulte en reforme. Ces variations mettent bien en évidence le rôle de réserve de certains rhabdites au moins.

Quelques observations m'avaient fait supposer des faits analogues dans d'autres espèces à éthologie plus normale. Je ne suis guère plus avancé aujourd'hui : il semble bien y avoir au cours de la vie des variations de la quantité de rhabdites chez les Triclades d'eau douce. Les précisions sont difficiles à donner : il peut d'abord y avoir des variations individuelles, puisqu'on ne peut effectuer de numérations sur le même individu ; de plus les rhabdites, on le sait, sont loin d'être répartis uniformément sur le corps : pour faire des comparaisons sur coupes, il faudrait pouvoir repérer la position de celles-ci de façon précise, ce qui est à peu près impossible dans des animaux aussi déformables.

Après le jeûne, même prolongé plusieurs mois, il reste toujours des rhabdites, et ils ne sont pas sensiblement moins serrés que chez l'animal normal. Ils n'en ont pas moins subi une diminution énorme. Des Planaires affaîmées à ce point sont réduites en effet au dixième environ de leurs dimensions linéaires normales ; leur surface est donc réduite au centième, ce qui indique une diminution de la quantité de rhabdites, de l'ordre des 99/100 de la quantité primitive. Malheureusement les partisans du rejet normal des rhabdites peuvent l'alléguer en cette circonstance, et des arguments négatifs, comme ceux que je pourrais leur opposer, sont toujours sujets à caution.

X. — Cellules érythrophiles

J'ai signalé et figuré (1919, p. 242) des « rhabdites » dans le parenchyme de la Polyclade *Prosthlostomum siphunculius*. Avant moi SIXTEN BOCK (1913) en avait décrit de très analogues chez les Polyclades *Hoploplana grubei* Von Graff et *Emprostopharynx opisthoporus* Sixten Bock. Chez cette dernière il en distinguait même deux formes. CLAPARÈDE (1861) avait déjà fait mention de rhabdites dans le parenchyme de *Oligocladus (Eury-lepta) auritus* (Claparède).

Je n'avais pu trouver chez aucune autre Polyclade des formations homologues de ces « rhabdites ». Je les ai rencontrées depuis dans la plupart des espèces, non seulement de Polyclades, mais aussi de Triclades, peut-être même chez des Némertiens et des Trématodes. Leur coexistence, chez les Triclades, avec les vrais rhabdites du parenchyme, m'amène à renoncer à leur identification. Pour ne préjuger de rien je les ai appelées jusqu'ici inclusions ou corps érythrophiles. J'en reviens donc à l'opinion classique, qui n'accorde de rhabdites dans le parenchyme qu'aux Triclades et aux Rhabdocoelides.

Les caractères des corps érythrophiles sont très constants : ils sont généralement fusiformes (pl. I, fig. 14, 39, 47), pointus aux deux bouts, toujours plus petits que les rhabdites de l'épiderme, auxquels ils ressemblent, et souvent beaucoup plus nombreux et serrés qu'eux. De plus, s'ils sont nettement oxyphiles, ils le sont souvent moins que les rhabdites : dans les mélanges d'éosine et d'orange G ou d'acide picrique, par exemple, ils se colorent généralement en rouge.

Les cellules qui les contiennent ont, elles surtout, des caractères constants (pl. I, fig. 14, 15, 17, 39, 46, 47, 49) : noyau volumineux, très clair et pauvre en chromatine, avec un ou deux gros nucléoles et une épaisse membrane très chromatique ; basophilie accentuée du protoplasma ; situation profonde, souvent juxta-endo-dermique, de ces éléments.

Des différences secondaires se marquent quelquefois dans la forme des inclusions. Ainsi chez *Stylostomum* elles sont très nombreuses, et irrégulières. D'autre part j'ai indiqué en 1919 que chez *Prosthiosomum* les inclusions de certains éléments étaient sphériques (pl. I, fig. 47, et pl. VIII, fig. 1). La même dualité se reproduit, à ma connaissance, chez *Stylochoplana* (pl. I, fig. 39 et 49) et chez *Dendrocoelum* (pl. I, fig. 14 et 15). Enfin, chez *Prosthiosomum* au moins, on observe parfois des inclusions peu nombreuses, mais très volumineuses, qui arrivent souvent à la forme sphérique (pl. I, fig. 46). Quoi qu'il en soit de ces différences, ces éléments se reconnaissent toujours facilement aux caractères chromatiques de leur protoplasma et de leurs granulations, et à la structure de leur noyau.

A part le terme de leucocytes éosinophiles, employé par STEVENS (1901) sans autre précision, ces cellules n'ont pu être décrites, jusqu'à présent, que sous le nom de glandes érythrophiles. Qu'elles soient glandulaires, ce n'est pas douteux ; mais, anatomistes et systématiciens avant tout, les auteurs ont certainement exagéré en cherchant à y retrouver dans tous les cas des canaux excréteurs différenciés, en admettant leur origine superficielle et leur migration en profondeur.

Tout d'abord, je le montrerai plus loin, les cellules éry-

throphiles sont d'origine mésenchymateuse; de plus leurs rapports avec la surface ne sont généralement pas morphologiquement définis; chez toutes les espèces, même, nombre d'entre elles n'ont aucun rapport avec l'extérieur: le *Thysanozoom broochii* est très instructif à ce point de vue (pl. III, fig. 5).

Les descriptions anatomiques qui délinissent des amas de glandes érythrophiles sous les noms de « glandes annexes de l'appareil génital » ou de « *Kantendrüsen* », méconnaissent leur extension beaucoup plus générale, et l'impossibilité de délimiter nettement ces amas. Ceux-ci ne sont que des concentrations locales de cellules bien plus répandues.

Les rapports avec la surface, quand ils s'établissent, ne sont que secondaires, et puisque STEVENS a prononcé le mot de leucocytes, on peut faire remarquer une certaine analogie entre cette extension de prolongements vers l'extérieur et la diapédèse transépidermique, souvent très localisée aussi, observée dans tant de groupes sur certains leucocytes.

Quoi qu'il en soit, les cellules érythrophiles paraissent, en partie, susceptibles de déverser secondairement leurs produits à l'extérieur et de donner les glandes citées plus haut. C'est parmi elles aussi que l'on doit placer les glandules nidamentaires des *Fecampia*.

Ce dernier rapprochement ne s'appuie pas seulement sur les ressemblances chromatiques finales des inclusions, mais surtout sur l'évolution des cellules qui les contiennent. Chez *Fecampia* une cellule migratrice grandit, de même que son noyau, qui reste très clair et dont le nucléole s'accroît énormément. Dans le protoplasma apparaissent des corps sphériques ou légèrement ellip-

soûdoux, énergiquement basophiles et sidérophiles. Leur disposition, fréquente au début, en files de cinq ou six, trahit leur origine aux dépens de chondriocontes que l'on observe d'ailleurs parfois (pl. I, fig. 28, 29, 30). La cellule, qui grossit de plus en plus, finit par être bourrée de ces corps. Ces éléments, à ce stade, me paraissent avoir été signalés par CAULLERY et MESNIL (1903) sous le nom de « cellules basophiles ». D'après ces auteurs les cellules basophiles disparaissent. Je puis préciser qu'elles le font par transformation brusque et totale de leurs inclusions en inclusions oxyphiles de même forme et un peu plus grosses. Il ne m'est pas arrivé de voir une cellule contenir à la fois des corps oxyphiles et basophiles, et cependant la transformation est hors de doute, puisque les cellules se ressemblent par tous leurs autres caractères, que l'on ne voit aucun stade direct de formation des corps oxyphiles, et que les cellules basophiles disparaissent à mesure. On pourrait en expliquer hypothétiquement la brusquerie par une perméabilité subite de la cellule à certaines substances qui produisent la transformation. Le noyau se rétracte alors peu à peu sur le nucléole, qui conserve le même volume, et dans le suc nucléaire il apparaît quelques granulations chromatiques (pl. I, fig. 31). Ces deux phases sont ici suivies d'une troisième, où l'oxyphilie des inclusions diminue tandis que le noyau continue à se rétracter, et que l'on finit par ne plus en voir que le volumineux nucléole. Pendant tout ce temps, les cellules, s'allongeant radialement, se mettent secondairement en rapport avec l'épiderme, et on arrive aux glandules nidamentaires.

A cette troisième phase près, qui paraît surajoutée par l'adaptation très spéciale des glandules, l'évolution des

cellules à corps érythrophiles ne diffère en général de celle-là que par des détails. Les cellules granuleuses sont toujours mêlées à d'autres, de taille à peu près semblable, et dont les caractères nucléaires et plasmiques si particuliers sont identiques. Si l'éosine n'y colore pas d'inclusions, l'hématoxyline ferrique y met en évidence de petits bâtonnets noirs, qui bourrent parfois la cellule. Ces éléments sont semblables chez *Dendrocoelum lacteum* (pl. VIII, fig. 3), *Stylostomum variabile* (pl. VIII, fig. 5), *Prosthlostomum siphunculius* (pl. VIII, fig. 4), et d'autres encore, au point que l'on pourrait facilement en confondre les dessins. Il n'y a pas de doute que les bâtonnets ne se transforment en inclusions érythrophiles allongées, en se gonflant un peu; la transformation est brusque et totale, comme dans le cas de *Fecampia*, et probablement explicable par la même hypothèse.

Quant à l'origine des bâtonnets, elle semble être mitochondriale. Les cellules naissent d'éléments migrants du parenchyme, dont le noyau et le protoplasma augmentent de volume, tandis que le noyau prend une structure claire et nucléolée; il apparaît dans le protoplasma de fines granulations, souvent groupées en files, qui sont probablement des mitochondries, et grandissent en donnant les bâtonnets. Par les éosinates d'azur, les mêmes cellules paraissent bourrées de filaments ergastoplasmiques.

Ainsi, dans tous les cas, l'évolution de ces éléments est caractérisée par les faits suivants : origine aux dépens d'éléments migrants, évolution particulière du noyau, origine mitochondriale des inclusions, qui restent d'abord basophiles, puis se transforment brusquement et toutes ensemble en corps érythrophiles.

Il y a plus, et certaines anomalies même se reproduisent chez les espèces les plus diverses. Il m'est arrivé de trouver chez *Fecampia* des cellules qui, au lieu de se bourrer d'inclusions basophiles, n'en contenaient que quelques-unes isolées, reproduisant la disposition du chondriome des cellules-souches (pl. I, fig. 27). De même, chez *Prosthiostomum*, certaines cellules, dont les caractères nucléaires et protoplasmiques sont les mêmes que pour les cellules érythrophiles typiques, ne possèdent que quelques inclusions isolées, qui souvent d'ailleurs sont plus grosses et plus sphériques que les inclusions normales (pl. I, fig. 46). Ces cas peuvent s'interpréter, semble-t-il, en admettant que la cellule ait commencé exceptionnellement à sécréter avant que son chondriome ait subi la transformation en système de chondriocontes et de chondriomites.

Il est difficile d'acquérir des notions précises sur la nature chimique des inclusions. Leurs affinités chromatiques semblent indiquer qu'elles sont protéiques. Elles résistent longtemps à la digestion tryptique. Si l'on admet leurs analogies chimiques avec les granulations nidamentaires de *Fecampia*, il est possible de faire mieux, en isolant les cocons de cet animal pour une étude sommaire.

Chauffés, ils commencent par se carboniser, en dégageant de la vapeur d'eau, puis laissent des cendres formées essentiellement de phosphate de calcium, avec une trace de carbonate. Le phosphate n'est pas libre avant la calcination, car on ne peut le déceler en l'extrayant par un acide. La substance du cocon est d'ailleurs azotée; ses cendres sont ferrifères, bien que le fer ne soit décelable microchimiquement ni dans les glandes nidamentaires

ni dans le cocon. Le cocon est lentement attaqué par la trypsine. Au bout de douze mois de digestion tryptique à la température ordinaire, on retrouve dans le liquide un composé phosphoré, où le phosphore n'est décelable par le réactif molybdique qu'après calcination : il est donc encore organique. Le composé phosphoré est précipité par les acides azotique, chlorhydrique, acétique, redissous dans un de ces deux derniers, ainsi que dans les alcalis ; c'est bien lui qui contient le phosphore, car ses cendres, calcinées sur lame, donnent la réaction du phosphomolybdate d'ammoniaque. Ces résultats, obtenus de la même façon que ceux énoncés en 1919 sur les rhabdites, leur ressemblent pleinement et l'analogie entre les deux formations va bien plus loin que leur oxyphilie commune.

J'invoquerai encore le cas de *Fecampia* pour faire remarquer d'ailleurs que la poussée des rhabdites de l'adulte y succède immédiatement à la sécrétion des glandes nidamentaires. Il y a peut-être là plus qu'une coïncidence.

La destinée des corps érythrophiles, quoi qu'on en ait cru, n'est pas dans la plupart des cas d'être rejetés au dehors de l'organisme. Aux époques de maturité sexuelle, les cellules érythrophiles sont beaucoup plus abondantes qu'en d'autres temps, et l'on peut observer alors des masses énormes de leurs inclusions qui sont déversées dans les lacunes du parenchyme, où elles se gonflent et pâlisent comme si elles tendaient à se dissoudre. Leur alignement parallèle (fig. 10) prouve qu'elles circulent dans les lacunes, probablement sous l'action des mouvements du corps. J'en ai trouvé des quantités particulièrement frappantes chez *Dendrocoelum lacteum*, *Prosthios-*

tomum siphunculus, *Stylochoplana maculata*, *Discocelis tigrina*, au voisinage des organes génitaux, et de l'ovaire ou du vitellogène en particulier. Cette circonstance, jointe à leur périodicité saisonnière, me porte à considérer un grand nombre de cellules érythrophiles comme des élé-

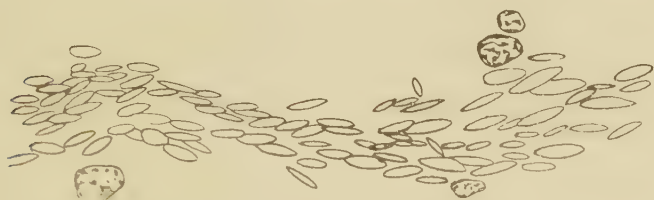


FIG. 40. — *Prosthiostomum siphunculus*. Migration des corps érythrophiles dans les lacunes du parenchyme. Des noyaux de cellules fixes ont seuls été figurés comme repères. BOUIN. Hématoxyline ferrique, éosine, vert lumière. $\times 750$.

ments producteurs de réserves qui sont employées normalement à l'élaboration des produits sexuels. Le jeûne, et la régénération qui lui est partiellement équivalente, peuvent amener la disparition totale des corps érythrophiles. On observe d'ailleurs quelquefois, normalement, des figures qu'il faut probablement interpréter comme des stades de dissolution intracellulaire, concurremment avec la dissolution extracellulaire : chez *Prosthiostomum*, par exemple, j'ai trouvé dans certaines cellules érythrophiles des inclusions plus pâles, entourées de vacuoles, des vacuoles vides de forme elliptique, ou dans lesquelles quelques grains éosinophiles représentent probablement les résidus de la digestion (pl. I, fig. 46).

Chez les Trématodes, *Dicrocoelium cylindraceum* par exemple, les cellules à contenu érythrophile sont probablement analogues aux précédentes, bien que la plupart d'entre elles soient spécialisées en glandes céphaliques. Elles ont en effet la même origine, aux dépens des cellules

libres du parenchyme. Leur noyau présente les mêmes caractères, et notamment une membrane et un nucléole particulièrement nets (pl. I, fig. 32 et 33); le protoplasma en est aussi très basophile. Si leur sécrétion, une fois mûre, n'a généralement plus de structure, du moins est-elle précédée par un stade de grains discrets, basophiles. Le changement de réaction chromatique, ici encore, est total et brusque. Enfin MACLAREN (1904, cité par FREDERICO, 1910) a reconnu que dans certaines espèces leur sécrétion avait la forme de rhâbdites.

La description donnée par M. PLEHN (1908), chez les *Sanguinicola*, de sa deuxième espèce de cellules du parenchyme, ne laisse pas de doute sur l'identité de ces éléments avec mes cellules érythrophiles. On sait que le genre *Sanguinicola*, après quelques vicissitudes, a été classé finalement par ODHNER (1910) parmi les Trématodes.

Parmi les Némertiens j'ai trouvé chez *Drepanophorus*, au voisinage des vaisseaux latéraux, des groupes de cellules à inclusions érythrophiles ellipsoïdales. Ces éléments sont d'ailleurs peu abondants, je ne les ai pas vus ailleurs, et il m'est impossible de décider s'ils doivent ou non être rapprochés des précédents.

Peut-être faut-il enfin rattacher aux glandes érythrophiles des Turbellariés les glandes cutanées érythrophiles des Némertiens, qui en diffèrent beaucoup, à vrai dire, par la structure du noyau, ici compact, mais qui s'en rapprochent par un stade basophile préalable et par la transformation brusque et totale de leurs inclusions basophiles en corps érythrophiles (pl. I, fig. 34 et 35).

X. — Cellules à corps basophiles

L'autonomie des « glandes cyanophiles », signalées chez les Turbellariés par bien des auteurs, a déjà été mise en doute par VON GRAFF (1913) et BLOCH (1913), qui n'y voient qu'un stade jeune des glandes érythrophiles. Tel est aussi mon avis, si du moins on fait la part des cellules à mucus, cyanophiles, elles aussi, et dont l'existence autonome n'est pas douteuse. J'ai montré précédemment, en effet, que les corps érythrophiles présentent dans leur évolution un stade basophile constant.

Chez *Stylostomum variable* cependant j'ai observé des corps basophiles dont l'autonomie serait à la rigueur possible. La cellule qui les contient (pl. I, fig. 16) est identique à la cellule érythrophile par ses caractères plasmiques et nucléaires. L'une et l'autre se trouvent d'ailleurs côte à côte. Mais les inclusions basophiles sont plus volumineuses, irrégulières ou sphériques, métachromatiques. Parfois elles sont simplement cerclées de violet.

Pensant que les corps basophiles pouvaient paraître manquer dans d'autres cas parce qu'ils étaient plus ou moins labiles à l'eau, je les ai recherchés après les fixateurs les plus variés, et notamment après des traitements purement alcooliques : mais sans succès. Il est donc probable que dans aucun cas ces éléments n'ont de valeur autonome, et je ne m'y arrêterai pas davantage.

CHAPITRE II

Éléments figurés du Sang des Némertiens

Parmi les animaux que j'ai étudiés, les Némertiens possèdent un sang endigué et circulant, et de plus un liquide cavitare, le liquide du rhynchocoelome.

L'un et l'autre sont d'ailleurs difficiles à bien observer. BÜRGER (1890) ne dit pas s'il a réussi à en faire des frottis, et, s'il l'a fait, par quel procédé. Pour ma part, je ne l'ai pas pu. Dans des empreintes totales de l'animal les éléments des liquides sont difficiles à distinguer. On ne peut guère les étudier que d'une part sur le vivant, dans des espèces petites et transparentes, telles que des *Prostoma*, d'autre part sur des coupes. Ici même, les contractions agoniques des animaux, qui chassent le sang et le liquide rhynchocoelomique dans quelques parties du corps seulement et oblitérent les cavités presque partout, rendent la recherche très pénible, en obligeant à compter sur le hasard, à moins de pratiquer des coupes sériees dans un animal aussi long qu'un Némertien.

I. — Leucocytes

C'est par le procédé des coupes que j'ai trouvé dans le sang de *Drepanophorus*, à côté de cellules que l'on s'accorde à qualifier d'hématies, des leucocytes (pl. IV,

fig. 6, B), que je suis le premier à signaler. Ils sont pourtant très visibles sur les préparations colorées, bien que leurs dimensions soient généralement cinq fois plus petites environ que celles des hématies.

Souvent sphériques, ils présentent quelquefois des pseudopodes assez courts et mousses. Le protoplasma est plutôt basophile et assez peu abondant ; la petite taille de ces éléments ne permet guère d'y reconnaître une structure. Quelquefois cependant on y aperçoit un corpuscule chromatique qui est peut-être un centriole.

Le noyau est compact et très sidérophile, souvent bilobé ou même trilobé. Dans les plus grands des leucocytes, dont les dimensions sont doubles ou triples des précédentes, il est parfois un peu plus clair, et on parvient alors à y déceler un nucléole, mais ces formes sont rares.

Le nombre de ces éléments, dont les plus petits et les plus pauvres en protoplasma, au moins, méritent le nom de lymphocytes, est assez grand. Quelques numérations effectuées sur les coupes de vaisseaux, en m'aidant d'un oculaire quadrillé, m'ont donné 16 à 20 leucocytes pour 100 hématies. Ces nombres n'ont, bien entendu, que la valeur d'un ordre de grandeur. Il semble que la proportion des leucocytes soit un peu plus élevée dans le vaisseau dorsal.

Or, si l'on compare les leucocytes du sang aux cellules libres du parenchyme (pl. IV, fig. 6, A), on s'aperçoit que ces éléments sont identiques d'aspect, de forme, de caractères morphologiques ; il est évident qu'ils sont capables de traverser la paroi des vaisseaux. La diapédèse n'a rien de spécial aux Némertiens, mais en partant des Vertébrés on est trop exposé à la considérer de préférence comme

allant des vaisseaux vers le conjonctif; ici au contraire, après ce que nous avons vu des rapports entre le parenchyme des Polyclades et celui des Némertiens, il est clair que les leucocytes du sang sont secondaires, et que tous sont d'origine parenchymateuse.

II. — Hématies

Dans le sang d'*Amphiporus pulcher* (Johnston), BÜRGER figure les hématies comme des cellules elliptiques aplaties, ressemblant à des érythrocytes de Grenouille, et vivement colorées en rouge légèrement verdâtre; le noyau est assez gros et sphérique; la cellule n'émet jamais de pseudopodes. Les hématies d'*Euborlasia elisabethae* McIntosh ne diffèrent guère des précédentes que par leur teinte verdâtre, avec de vives taches rouges. La teinte rouge est cependant exceptionnelle: plus souvent, les hématies sont orange ou vert pâle (quelques *Amphiporus*); généralement elles sont incolores (la plupart des Némertiens inermes, et genre *Tetrastemma*).

HÜBRECHT (1880) a établi que la coloration rouge ou orangée des hématies était due à l'hémoglobine et qu'elle variait avec la proportion d'oxygène dans le sang.

BÜRGER (1890) attribue au noyau une zone périphérique très colorable, dans laquelle on remarque une sorte de nucléole. L'hématie montre souvent une charpente interne.

Ces indications sont les seules que nous possédions; je puis y apporter quelques compléments, un échantillon de *Drepanophorus* m'ayant fourni, dans la région céphalique, des coupes intéressantes des gros vaisseaux.

Les hématies (pl. VIII, fig. 2) sont volumineuses, légèrement elliptiques, aplaties; leurs bords sont très nets et

sans irrégularités. Comme les érythrocytes des Vertébrés, elles sont électivement colorées par les couleurs acides : l'éosine dans la méthode panoptique de PAPPENHEIM, l'acide picrique dans le procédé de VAN GIESON. La structure de leur contenu est en général indistinctement granuleuse ; parfois on y soupçonne une texture alvéolaire, mais celle-ci est peut-être bien artificielle.

Le noyau est plus intéressant. L'aspect décrit par BÜRGER n'est que le plus fréquent. On trouve dans d'autres hématies (4 p. 100 environ ; un peu plus nombreuses, semble-t-il, dans le vaisseau dorsal) des noyaux si fortement chromatiques qu'on ne peut y distinguer aucune structure, d'autres très chromatiques encore dans l'ensemble, mais où l'on distingue néanmoins un caryosome plus foncé, d'autres enfin où le noyau est au contraire entièrement vide et n'apparaît plus que comme une membrane peu colorable et peu visible. De plus le noyau est loin d'être toujours sphérique, ou même ovoïde : aussi bien dans l'un que dans l'autre des types précédents, il est souvent allongé, boudiné, parfois même étiré et subdivisé comme un noyau de leucocyte polynucléaire. Ce dernier cas se présente surtout dans les noyaux vides. Parfois aussi on constate une expulsion de substance chromatique dans le cytoplasma.

A côté d'hématies vieilles et vacuolisées on trouve parfois des membranes vides qui représentent assurément des débris d'hématies dont la dégénérescence est achevée. Toutes ces formes imposent l'idée d'une évolution, ou mieux d'une involution dont le sens va des noyaux très chromatiques vers les noyaux vides. Ainsi chez les Némertiens l'histoire de l'hématie comporte une régression nucléaire. Remarquons cependant que les hématies à

noyaux très chromatiques paraissent déjà fonctionnelles, et qu'en tous cas la colorabilité caractéristique de leur protoplasma est déjà la même qu'aux stades suivants.

Dans toutes les hématies on trouve des granulations souvent volumineuses, très basophiles et sidérophiles. Il semble d'ailleurs qu'il faille distinguer entre elles. Dans les hématies jeunes, à noyau chromatique, on ne trouve en général qu'une granulation, située assez près du noyau, et qui est probablement un centriole, tout comme dans les leucocytes. Dans les hématies âgées les granulations sont plus nombreuses, plus variables de forme et de position : il faut probablement y voir des restes de chromatine dégénérée, et peut-être les rapprocher des corpuscules paranucléaires signalés par BREMER (1893) chez les Vertébrés ovipares, vus notamment par lui sur les hématies vivantes des Tortues, revus depuis par LAVERAN (1903) et BILLET (1905), et peut-être identiques à des granulations signalées par MEVES (1905).

Les hématies jeunes se multiplient peut-être par amitose : du moins observe-t-on dans les noyaux foncés des fragmentations qui semblent assez régulières, car chaque fragment peut être accompagné d'une sorte de centriole. Mais il semble aussi que les hématies se forment dans le sang même, aux dépens des leucocytes : on peut tracer des uns aux autres une série continue. On trouve des leucocytes de plus en plus volumineux ; le noyau des plus gros a les dimensions et la structure d'un noyau d'hématie jeune ; le protoplasma en est d'abord moins abondant, moins acidophile et ne présente pas de membrane, mais l'évolution continue et se parfait dans ce sens.

III. — Corpuscules du rhynchocoelome

Je dirai peu de chose des éléments du rhynchocoelome, qui ont d'ailleurs été décrits à fond par BÜRGER. Ce sont, d'après lui, des cellules libres, de taille variable, souvent très grande. Leur minceur est extrême et les bords du disque émettent de nombreux pseudopodes pointus; ils se chargent peu à peu de sphérules jaunes et rouges. BÜRGER, puis BÖHMIG (1892) leur décrivent une sphère attractive et un aster, qui subsistent même au repos. NUSSBAUM et OXNER (1910) pensent que les corpuscules du rhynchocoelome, chez *Lineus ruber* Müller, ne diffèrent de leurs cellules migratrices que par l'absence de pseudopodes. Cette opinion s'accorde mal, semble-t-il, avec les descriptions de BÜRGER.

Pour ma part j'ai observé les globules du rhynchocoelome sur *Prostoma clepsinoides* vivant (fig. 11). Ils y ont des formes qui se rapprochent plutôt de la description de BÜRGER, et dont on trouvera quelques-unes reproduites dans la figure. A côté d'eux on remarque de rares corpuscules sphériques ou ellipsoïdaux, beaucoup plus petits, nucléés, qui sont des leucocytes.

Chez *Drepanophorus* j'ai trouvé sur des coupes les globules du rhynchocoelome (pl. III, fig. 2). Ils y ont bien l'aspect indiqué par BÜRGER, avec un, ou même deux cen-



FIG. 11. — *Prostoma clepsinoides*. Corpuscules du rhynchocoelome, vus sur le vivant. $\times 1250$. Certains sont complètement spécialisés; d'autres ressemblent à des leucocytes.

trosomes, et un noyau assez petit, très chromatique, ou bien relativement clair au centre. Le noyau chromatique et le centrosome se retrouvent, comme l'a vu BÜRGER, dans les cellules endothéliales du rhynchocoelome, qui ont, à beaucoup d'égards, l'aspect des corpuscules, et leur donnent peut-être naissance en se détachant.

Ce que BÜRGER n'a pas vu, c'est qu'à eux sont mêlés, ici encore, des sortes de leucocytes d'assez grande taille, pourvus d'un noyau chromatique plus ou moins irrégulier et d'un centrosome (fig. 11 et pl. III, fig. 2). Je ne puis affirmer qu'il y ait un rapport génétique entre eux et les grands corpuscules. Cela me semble cependant très probable.

CHAPITRE III

Remarques sur la Lymphe

La substance interstitielle est peu connue, et les auteurs semblent en général la considérer comme une substance fondamentale mal définie, et d'ailleurs négligée. VOGT et YOUNG (1888) la qualifient de sarcode. A. SCHNEIDER (1873), C. SCHNEIDER (1904), et VON GRAFF (dans tous ses travaux) ont insisté sur sa différenciation en deux parties : une substance fondamentale peu abondante, et un liquide nutritif périviscéral, auquel A. SCHNEIDER donne le nom de sang, et C. SCHNEIDER celui de lymphe. Cette opinion paraît avoir été adoptée par IJIMA (1884), OTT (1892), VEJDOWSKY (1895), LUTHER (1904), UDE (1908).

De la description que j'ai donnée plus haut de la substance fondamentale il résulte que celle-ci n'est pas intercellulaire, du moins au sens où l'entendaient ces auteurs. Quoi qu'il en soit, d'ailleurs, nous n'avons pas à y revenir, et il ne nous reste ici qu'à parler de la lymphe.

Il est impossible d'en recueillir. C'est dire que l'étude ne peut en être que sommaire. En fait j'ai dû me borner à rassembler avec peine quelques documents épars et peu cohérents que je grouperai sous trois rubriques, pour discuter la présence ou l'absence de fibrine, celle d'un pigment respiratoire, et le transport des matériaux nutritifs. •

I. — Fibrine

Dans les travaux de physiologie comparée on compte en général comme fibrinogène tout albuminoïde dissous dans le sang et spontanément coagulable. Ce n'est pas dans un cas aussi difficile à étudier que le nôtre, que l'on pourrait se montrer plus exigeant sur la définition.

Cela étant, le liquide intercellulaire des Turbellariés ne contient pas de fibrinogène appréciable : jamais en effet je n'ai observé de caillot; les plaies que l'on peut faire aux Planaires, par exemple en vue des expériences de régénération, ne montrent rien qui ressemble à un caillot.

Il existe quelques procédés empiriques pour la détermination microscopique de la fibrine des Vertébrés. Je les ai employés, sans perdre de vue que peut-être ils ne s'appliquaient pas à des corps qui peuvent très bien n'avoir en commun avec elle que la coagulation. Ni la méthode de WEIGERT, qui est à peu près le Gram des bactériologistes, ni la coloration d'HERNHEIMER par l'alizarine, ne m'ont donné de résultats positifs.

J'ai essayé aussi, à tout hasard, de provoquer par des extraits de Planaires la coagulation de plasma fluore de Mammifères. Je n'y ai pas réussi, et ce résultat négatif acquiert quelque valeur comme présomption de la non-production de fibrin-ferment par les tissus de ces animaux, par le fait reconnu que le fibrin-ferment des Crustacés, par exemple, fait coaguler le sang des Mammifères, et que réciproquement le fibrin-ferment des Mammifères fait coaguler le sang des Crustacés. Il n'était donc pas absurde de tenter un essai analogue chez les Turbellariés.

Il semble, en résumé, que le liquide intercellulaire ne contienne pas de fibrinogène. CUÉNOT (1891) a émis l'idée que la fibrine manquerait dans les groupes où la contractilité des tissus suffirait à jouer le rôle d'hémostatique. D'après les documents recueillis chez divers auteurs par VON FÜRTH (1903) et d'après la critique de ce physiologiste, les données de CUÉNOT paraissent avoir été insuffisantes. Mais peut-être chez les Planaires, où la contractilité est encore bien plus grande, et les espaces lymphatiques bien plus réduits, ces conditions compensent-elles en effet l'absence de fibrinogène, et suffisent-elles à assurer la fermeture des plaies.

II. — Pigment respiratoire

Il existe des indications bibliographiques relatives à un pigment dissous dans le liquide intercellulaire du parenchyme. VON GRAFF (1884) en donne quelques exemples. Divers auteurs reconnaissent même la présence d'hémoglobine dans ce liquide : chez des *Derostoma*, MOSELEY (1874) l'a caractérisée au spectroscope, et FRANCOTTE (1883) à la fois au spectroscope et par des réactions chimiques ; chez *Syndesmis echinorum* François, CUÉNOT (1882) signale aussi de l'hémoglobine.

A défaut de ces genres, que je n'ai pu me procurer, j'ai cherché à refaire sur d'autres espèces les observations des auteurs précédents, ou du moins à y établir, s'il y avait lieu, l'existence d'une substance servant à la respiration et au transport d'oxygène. La question ainsi posée est beaucoup plus générale : il n'est pas nécessaire, même, que le corps recherché soit coloré : les descriptions, par GRIFFITH (1897), de l'achroglobine et de la pinnaglobine,

si discutées soient-elles, nous laissent du moins cette idée qu'un corps respiratoire peut être incolore. Aussi n'y a-t-il pas de méthode qui nous permette de nier l'existence d'un tel corps, alors même que la sensibilité en serait très grande.

1° *Procédés chimiques de recherche du métal.* — Les métaux que l'on doit envisager tout d'abord quand il s'agit de corps respiratoires sont le fer, le cuivre et le manganèse. Je les ai recherchés dans les cendres de *Planaria polychroa* et de *Dendrocoelum lacteum*. Le liquide de lavage des cendres, alcalinisé et traité par la formaldoxime, ne donne pas de coloration violette. Les cendres sont dissoutes par l'acide chlorhydrique, évaporées à sec, et le résidu est repris par l'ammoniaque pour séparer le fer et le manganèse. Après filtration, le liquide, acidifié, ne donne pas de coloration par le ferrocyanure de potassium. La carbazide, elle non plus, ne donne pas de coloration violette. Les réactions du cuivre ont donc un résultat négatif.

Le précipité peut contenir le fer et le manganèse. Pour rechercher ce dernier, on en prélève une moitié, qui est oxydée par le bioxyde de plomb et l'acide azotique à l'ébullition. Après repos, le liquide surnageant est incolore. La recherche du manganèse a donc un résultat négatif.

L'autre moitié du précipité, dissoute par l'acide chlorhydrique étendu, bleuit de façon intense par le ferrocyanure de potassium. Les cendres contiennent donc beaucoup de fer.

On pourrait objecter que le fer provient peut-être du contenu intestinal. Mais mon expérience sur *Dendrocoelum lacteum* est à l'abri de cette critique. Les animaux

calcinés avaient jeûné préalablement pendant un mois, temps suffisant, d'après ARNOLD (1910) et d'après mes propres observations, pour que l'intestin soit vide. De plus, le contenu de cocons (embryons et cellules vitellines), calciné sur une lame de platine, m'a donné la même réaction.

On peut donc conclure que le métal lourd prédominant de beaucoup dans les Planaires étudiées est le fer. Cette constatation n'a rien de surprenant, ni d'ailleurs de bien suggestif, le fer ne manquant vraisemblablement dans aucun animal.

J'ai obtenu des résultats en tous points semblables sur les cendres de *Stylochus neapolitanus*, *Proceros marinus*, *Thysanozoon brocchii*, *Discocelis tigrina*, *Fasciola hepatica*, *Dicrocoelium lanceolatum*, *Lineus gesserensis*, *Cerebratulus* sp., *Pleurobrachia pileus*.

2° *Recherche microchimique du fer.* — J'ai cherché à localiser le fer dans les Planaires, par la réaction microchimique du bleu de Prusse. J'ai tenté de démasquer le fer organique, soit par l'alcool acide, soit par le mélange même de ferrocyanure de potassium et d'acide chlorhydrique. J'ai fait varier le temps d'action de ces milieux acides, à chaud comme à froid, de quelques minutes à plusieurs jours. Mes essais ont toujours été vains sur les animaux en bon état de nutrition (1).

Par contre, sur des animaux jeûnant depuis assez longtemps, 45 jours par exemple, on trouve, dans les cellules fixes, et à la face inférieure surtout, des sphères ou des blocs irréguliers qui donnent la réaction du bleu de

1. Il en a été de même dans quelques essais chez *Octobothrium pollachii*, et chez divers Némertiens, à l'exception toutefois, dans ce dernier cas, des glandes intestinales.

Prusse. Certains de ces blocs la donnent sans qu'il soit nécessaire de démasquer le fer organique. Pour d'autres, qui ne se distinguent pas morphologiquement des premiers, il faut une action, assez brève d'ailleurs, de l'alcool acide : une heure suffit au démasquage. Par son état partiellement organique et partiellement minéral, le composé ferrique en question rappelle un peu le pigment ocre de la rate.

Il me semble peu probable qu'il s'agisse de la destruction d'un composé ferrique organique préexistant au jeûne dans les cellules mêmes où la réaction est positive par la suite. En effet, ce sont les mêmes cellules conjonctives qui fixent et excrètent les sels de fer artificiellement introduits dans l'organisme. On trouve d'ailleurs, dans l'intestin aussi, quelques granules donnant la réaction du bleu de Prusse. Je suppose donc que le jeûne a déterminé une destruction de certains composés ferrifères, dont le fer s'est trouvé mis en liberté soit à l'état de sel, soit à l'état de composé organique moins stable et vraisemblablement soluble. Puis le composé en question est excrété par les cellules fixes.

J'ai eu des résultats analogues dans certains cas de régénération, où se fait la même destruction de composé ferrifère, la régénération équivalant au jeûne pour la partie ancienne.

En cas de jeûne plus prolongé, durant quatre mois par exemple, les délabrements deviennent beaucoup plus considérables, et on trouve dans le corps de nombreuses masses réfringentes, libres, assez volumineuses, de couleur jaune ou verdâtre, qui donnent la réaction du fer, même sans démasquage. Elles peuvent être assez abondantes à la mort de l'animal, vers le cinquième mois,

pour que le cadavre paraisse macroscopiquement se colorer entièrement en bleu de Prusse intense par le ferrocyanure de potassium acide, et pour qu'il résiste pendant des semaines à la putréfaction.

Il s'agit là d'une destruction de cellules entières, et l'on peut trouver sur le vivant tous les intermédiaires entre des noyaux intacts et les corps précédents : le noyau commence par se gonfler, puis il s'y précipite des masses de plus en plus volumineuses, d'abord incolores, puis de couleur jaune. Cette seconde phase de sidérose n'a donc pas de rapport avec la ségrégation de fer par les cellules fixes pendant les premières semaines de jeûne.

3° *Recherche optique de l'hémoglobine.* — De ce qui précède il résulte que les Turbellariés, et probablement aussi les autres Plathelminthes, contiennent un composé organique ferrique, très résistant à l'action des acides. Ce sont là des caractères de l'hémoglobine. Aussi ai-je été conduit à rechercher ce corps. Je n'ai malheureusement pas pu me procurer d'échantillons de *Dero-loma* ni de *Syndesmis*, pour refaire les observations de MOSELEY et de CUÉNOT. Aussi bien chez les Rhabdocoeles *Gyratrix hermaphroditus* et *Dalyellia sp.* que chez les Triclades *Dendrocoelum lacteum* et *Planaria polychroa*, le liquide intercellulaire m'a paru incolore, et l'examen microspectroscopique ne m'a donné aucun résultat. Sur *Lineus gesserensis* il m'a permis seulement de confirmer les indications d'HÜBRECHT, qui signale de l'hémoglobine dans les centres nerveux des Némertiens.

4° *Recherche chimique de l'hémoglobine.* — Je n'ai eu aucun résultat non plus en recherchant l'hémoglobine par la méthode de TEICHMANN, même perfectionnée par l'emploi d'iodure de sodium au lieu du chlorure. Cette

méthode m'avait pourtant donné de superbes cristaux, appliquée comme contrôle à de petits animaux à hémoglobine, tels que les Daphnies, et aussi aux centres nerveux de *Lineus gesserensis*.

La réaction de l'hémoglobine comme peroxydase, décelée par le procédé de MADELUNG, ne m'a pas donné de résultats sur les Planaires étudiées, alors que ce procédé permet de tracer en bleu foncé les moindres vaisseaux d'une *Nephelis* ou d'un péritoine de Vertébré.

5° *Recherche physiologique de l'hémoglobine*. — Si les Planaires contiennent de l'hémoglobine, il est probable que l'on peut mettre ce pigment hors de cause par l'oxyde de carbone (1). On doit observer par la suite, sinon la mort de l'animal par asphyxie, du moins une diminution des échanges respiratoires.

Pour comparer ceux-ci j'ai employé la méthode simple préconisée par HAAS (2), utilisée depuis par les auteurs américains, et fondée sur le virage de la phénolsulfonephthaléine par les acides. J'ai procédé de la façon suivante : je faisais une solution de phénolsulfonephthaléine, telle que le virage au jaune franc de 5 grammes de cette solution fût obtenu par 0 cc., 5 environ d'une solution d'acide azotique centinormale. Dans une série de tubes, par addition de quantités arithmétiquement croissantes de cet acide azotique, je réalisais une gamme de repères allant du rouge au jaune. Il me suffisait alors, pour étudier de façon approchée l'intensité respiratoire d'un lot

1. Ce n'est pas certain. R. DUBOIS (1919) indique en effet que chez *Nais* et *Planorbis* l'hémoglobine forme bien, *in vitro*, une combinaison oxycarbonée; mais cette combinaison ne se fait pas *in vivo*, sans doute en raison du peu de solubilité de l'oxyde de carbone dans l'eau.

2. HAAS. A single and rapid method of studying respiration by the detection of exceedingly minute quantities of carbon dioxide. (*Science*, t. XLIV, 1917, pp. 105-108.)

de Planaires, de placer ces animaux dans un tube contenant 5 grammes de la solution de phénolsulfonephtaléine alcaline, et de noter le temps au bout duquel le gaz carbonique dégagé amenait la couleur aux repères successifs.

Dans la pratique il faut prendre quelques précautions. Tout d'abord la gamme des repères doit être faite au moment même : elle s'altère à la longue dans les tubes en verre ordinaire que j'employais. D'autre part, même en se mettant autant que possible à l'abri des variations de température, il y a des variations de l'intensité respiratoire pour un même lot : on ne peut donc pas se contenter de comparer l'intensité avant et après passage dans l'oxyde de carbone; il faut un lot témoin, qui naturellement doit être de même poids que le lot en expérience; les individus doivent être de même taille et en nombre égal, pour que la surface aussi soit très voisine; l'intensité respiratoire des deux lots dans les mêmes conditions doit être la même. Enfin, troisième précaution, après passage dans l'atmosphère à oxyde de carbone, si celle-ci est riche en toxique, il est nécessaire de replacer, une heure au moins, les Planaires à l'air libre : sinon on observe une surexcitation temporaire de la respiration.

J'ai opéré par cette méthode sur *Planaria polychroa*, plus résistante que *Dendrocoelum lacteum* aux traumatismes possibles et aux accidents divers. Les deux lots convenablement choisis, d'une vingtaine d'individus chacun, étaient placés dans deux tubes à réactif mis côte à côte à température sensiblement constante. Puis je les retirais, je les lavais et je mettais l'un d'eux dans une atmosphère à 30 p. 100 environ d'oxyde de carbone, l'autre à l'air libre. Après plusieurs heures je remplaçais à l'air libre le lot en expérience, pour une heure au moins,

puis je reprenais sur les deux lots les observations à la phénolsulfonephtaléine.

Des expériences de contrôle faites dans les mêmes conditions sur des *Nephelis*, animaux qui possèdent de l'hémoglobine, m'ont donné une diminution de l'intensité respiratoire, égale à $1/4$ environ de celle-ci. D'autre part l'évaluation par ce procédé de l'ordre de grandeur de la respiration chez les *Planaria* donne, pour des animaux de 0 gr. 01 environ, 0 mg. 50 de gaz carbonique par gramme et par heure. Ce résultat, quoiqu'approximatif, concorde bien avec les données de divers auteurs américains sur la respiration des Tricladés.

Or les différences observées entre les intensités respiratoires du lot témoin et du lot en expérience après passage dans l'oxyde de carbone ont toujours été très faibles et de sens inconstant. On peut donc conclure qu'il n'y a pas d'abaissement de l'intensité respiratoire par l'oxyde de carbone.

Les résultats, bien imparfaits, de cette étude sont donc les suivants :

1^{re} Les Turbellariés étudiés contiennent un composé organique riche en fer et stable, qui se détruit dans de mauvaises conditions de nutrition, en donnant une sorte de pigment ocre ;

2^o Ce composé est peut-être dissous dans le liquide intercellulaire ; il n'est pas de l'hémoglobine, n'a pas de spectre appréciable, ne donne pas la réaction de TEICHMANN ; s'il joue un rôle dans la respiration, il ne donne pas de combinaison stable avec l'oxyde de carbone ;

3^o Le cuivre et le manganèse manquent chez les Turbellariés, ou du moins leur proportion est insignifiante par rapport au fer ;

4° Ces résultats ne contredisent nullement ceux de MOSELEY, de FRANCOU, de CUÉNOT, sur *Derostoma* et *Syndesmis* : on sait en effet à quel point la présence ou l'absence d'hémoglobine sont des caractères spécifiques dans la plupart des groupes d'Invertébrés.

III. — Matériaux nutritifs

Dans l'état actuel de la microchimie, les matériaux nutritifs que l'on peut saisir dans la lymphe chez les Turbellariés se réduisent à peu près aux graisses. Si l'on en croit STOPPENBRINK (1905) et ARNOLD (1910), qui ont étudié l'absorption des graisses, celles-ci sont rejetées directement des cellules intestinales dans les lacunes du parenchyme.

Il se peut en effet qu'il en soit ainsi. J'ai bien montré plus haut (p. 60) que certaines cellulès libres se chargent de graisses au voisinage de l'intestin lors de la digestion, mais il n'est pas sûr que ces graisses soient empruntées directement à l'intestin ; peut-être le sont-elles à la lymphe elle-même. D'ailleurs les énormes globules gras que l'on observe dans celle-ci ne peuvent guère provenir des petites gouttes de graisse des cellules libres.

Quoi qu'il en soit, la plus grande partie des graisses est véhiculée par la lymphe à l'état libre et en globules de taille très inégale, qui dans l'ensemble diminuent de volume à mesure qu'on s'éloigne de l'intestin. Quant à leur nature, il semble probable que, là comme ailleurs, elle dépend en grande partie de l'alimentation. La coloration primaire par l'acide osmique montre que les graisses non saturées prédominent. J'ai tenté une détermination approximative de l'indice d'iode sur quatre centigrammes

de graisses sèches, extraites par l'éther de Dendrocèles soumises à la digestion tryptique : je me suis servi pour le dosage de la technique habituelle (1), en remplaçant seulement l'hyposulfite de soude $n/10$ par de l'hyposulfite $n/50$, pour obtenir plus de sensibilité. L'indice s'est trouvé de l'ordre de 40, ce qui, calculé en trioléine, montre que presque tout est formé de graisse non saturée.

L'abondance des graisses chez les Turbellariés m'a fait rechercher dans les travaux récents de CHILD, ALLEN, HYMAN sur la respiration chez ces animaux si leur consommation ne se traduisait pas par un abaissement du quotient respiratoire. Les données sont malheureusement peu utilisables dans ce but, l'évaluation du gaz carbonique n'y étant jamais pondérale ni volumétrique. Mes données, d'autre part, obtenues sur *Planaria polychroa*, ne sont pas directement comparables à celles de HYMAN sur l'oxygène absorbé par des Planaires américaines. On trouve cependant dans CHILD (1919) et dans HYMAN (1919, p. 397) l'indication que vers le début du jeûne la consommation d'oxygène s'accroît, sans que le dégagement du gaz carbonique augmente dans les mêmes proportions, de sorte que HYMAN suppose des oxydations qui n'impliquent pas production de gaz carbonique. Il me paraît probable que cette période d'abaissement du quotient respiratoire correspond à la consommation des réserves grasses.

Chez les Cestodes, ORTNER-SCHÖNBACH (1913) a montré, et j'ai vérifié, que le glycogène, dont on connaît la grande

1. Cf. BERTRAND. Guide pour les manipulations de Chimie biologique. Paris, 1910, p. 139.

abondance, est localisé dans des espaces qu'elle interprète comme cellules vésiculeuses, mais qui, selon moi, sont simplement les mailles du réseau. Dans les mêmes mailles, on trouve d'ailleurs aussi de la graisse, tout comme chez les Turbellariés.

Chez les Trématodes, la répartition du glycogène est la même, selon ORTNER-SCHÖNBACH. A mon avis, il y a lieu de distinguer : chez certaines espèces, comme *Dicrocoelium cylindraceum*, mon interprétation est la même que pour les Cestodes. Là aussi la graisse est d'ailleurs abondante. Chez les Douves, au contraire, j'ai montré plus haut que le métabolisme énergétique était sans doute tout différent.

Dans tous ces cas les méthodes de CIACCIO ne révèlent dans la lymphe que d'insignifiantes quantités de lipoïdes, répartis en gouttelettes comme les graisses, et qui en sont peut-être un stade de mobilisation ; la précision de la microchimie est sans doute insuffisante pour les atteindre dans leur ensemble.

Il en est de même, à un plus haut degré encore, pour les autres matériaux nutritifs de la lymphe, à l'exception des corps érythrophiles, dont il a été question plus haut. Des hypothèses elles-mêmes ne pourraient s'appuyer que sur une connaissance exacte et presque impossible à acquérir des excreta, des réserves et de leurs mouvements. Sur les excreta des Turbellariés, par exemple, nous ne savons rien : tout au plus la structure cytologique des tubes néphridiaux (pl. V, fig. 6), dont le chondriome est superposable aux bâtonnets de HEIDENHAIN du rein chez les Vertébrés, peut-elle faire supposer qu'ici aussi l'urée joue un grand rôle.

Quant aux réserves ou aux excreta d'accumulation, chez les Triclades même, en dehors des graisses, du gly-

cogène, des rhabdites, des granulations érythrophiles, du pigment du parenchyme et des réserves du vitellogène, je n'ai pu saisir que le pigment intestinal, particulièrement abondant chez *Dendrocoelum lacteum*, mais qui existe aussi chez les *Planaria* et *Polycelis*, et qui n'est donc pas exclusif du pigment dans le parenchyme. Les propriétés chimiques du pigment intestinal sont les mêmes que pour le pigment du parenchyme (p. 44) : la seule différence que j'aie constatée est que la solution alcaline en est rouge au lieu d'être verte.

METCHNIKOFF (1891) le premier, d'autres ensuite, ont déjà remarqué que ce pigment se formait en relation immédiate avec la digestion. Il m'a paru avoir une origine cytologique variée : parfois il se forme dans les vacuoles digestives mêmes, autour des corps ingérés ; plus souvent il paraît avoir une origine mitochondriale, aux dépens des mitochondries très nombreuses et très fines des cellules intestinales (pl. II, fig. 26).

On trouve des individus plus ou moins pigmentés, et ce fait est en rapport avec la date plus ou moins rapprochée de leur repas. Le jeûne amène généralement la dépigmentation complète de l'intestin. Il est remarquable que des auteurs comme STOPPENBRINK ou BERNINGER, qui ont étudié entre autres choses l'influence discutable du jeûne sur le pigment oculaire, n'aient pas noté un fait aussi évident. Il ne faudrait pas se hâter cependant de conclure que le pigment intestinal fonctionne comme réserve : dans un bac où séjournent de nombreuses *Dendrocèles*, et en particulier dans ses parties obscures, où elles s'accumulent, on peut recueillir rapidement une matière visqueuse, grisâtre, qu'elles ont rejetée de l'intestin et qui est colorée par le pigment, comme on s'en assure au microscope. Il

y a donc excrétion d'une substance figurée, résidu de la digestion, de façon analogue à ce qui a été signalé notamment par MALAQUIN (1893) chez les Syllidiens, EISIG (1887) chez les Capitellides, DE BEAUCHAMP (1909) chez les Rotifères. Ceci n'exclut pas d'ailleurs la possibilité d'une utilisation du pigment : j'ai observé un individu où le pigment intestinal s'est dissous spontanément en rouge, comme dans ses solutions alcalines, et qui s'est trouvé dépigmenté ainsi en quelques jours. Je ne saurais dire s'il s'agit là d'un fait exceptionnel, ou de l'exagération d'un processus normal, mais normalement peu perceptible.

En tous cas, si l'on considère que le pigment intestinal est particulièrement abondant chez les Triclades qui n'ont pas de pigment dans le parenchyme, et que cette remarque est vraie aussi pour les Polyclades, comme le montre nettement la clé dichotomique établie par LANG (1884), on est amené à penser que l'intestin des Turbellariés joue dans une certaine mesure un rôle d'arrêt, analogue à celui du foie chez les Vertébrés.

Arrivé au bout de cette étude sur la lymphe, il me faut reconnaître que ses résultats sont médiocres et peu suggestifs. J'ai tenu à les donner cependant, un peu en protestation contre l'oubli dont le liquide intercellulaire a été victime dans ces dernières années. STEINMANN (1908) semble lui dénier tout rôle de transport, pour attribuer celui-ci d'une part à l'intestin, d'autre part à des corpuscules mal définis, les « *Stoffträger* », dont on ne sait même s'ils sont ou non des cellules. D'autres auteurs, comme STOPPENBRINK (1905) négligent la lymphe pour ne parler que du transport de matériaux de cellule à cellule par les anastomoses.

De pareilles conceptions sont inadmissibles. L'histologie générale les rejette, car nul ne songe à nier le transport de matières dissoutes par la lymphe dans le conjonctif des Vertébrés. La physique les rejette, car il est impossible qu'il ne s'établisse pas un équilibre entre les cellules et le liquide interstitiel. La physiologie, enfin, si elle peut admettre que le contenu intestinal puisse être dirigé tantôt ici tantôt là pour contribuer à la nutrition locale (1), doit nécessairement concevoir un milieu moins variable que lui, plus spécifique et plus individuel, où baignent les cellules.

Alors même que nous n'aurions pu y saisir ni pigments dissous, ni graisses, ni glycogène, ni granulations érythrophiles, il nous faudrait admettre ce liquide intercellulaire, lui attribuer le transport des matériaux élaborés, et lui donner le nom de lymphe, qu'il mérite peut-être par d'autres côtés encore : les recherches récentes de VANDEL (1920) ne nous font-elles pas prévoir même l'existence d'hormones génitales chez les Turbellariés !

1. Il est bien certain en effet que les branches intestinales ne sont généralement pas toutes à la fois en voie de digestion.

TROISIÈME PARTIE

CONTRIBUTION A L'HISTOLOGIE COMPARÉE DU SANG ET DU TISSU CONJONCTIF

Les documents amassés sont maintenant assez abondants pour qu'on puisse rappeler la question posée dans l'introduction. Les types cellulaires observés chez les Plathelminthes sont-ils tous superposables à des éléments connus dans d'autres groupes, et en particulier dans le sang et le conjonctif des Vertébrés? Est-il possible du moins, en négligeant quelques traits morphologiques, de leur faire correspondre physiologiquement ces mêmes éléments un à un? Ou bien une telle correspondance même est-elle impossible, mais peut-on retrouver çà et là des caractères physiologiques précis, bien qu'autrement groupés, de nos cellules de Plathelminthes? Ou enfin faut-il renoncer à tout rapprochement et n'aboutissons-nous, après un essai vain, qu'à donner des noms nouveaux à des cellules nouvelles.

Il est certain, d'abord, que tous les éléments du sang des Vertébrés n'ont pas leur équivalent exact chez les Plathelminthes. Le seul cas, douteux, de *Stylostomum*

(p. 89), est tout à fait insuffisant pour faire admettre l'existence chez les Plathelminthes de leucocytes à granulations basophiles, ou de *Mastzellen*. Cette conclusion est en accord, d'ailleurs, avec les résultats de KOLLMANN (1908), suivant lequel les granulations basophiles sont exceptionnelles chez les Invertébrés. Il n'y existe pas non plus de leucocytes neutrophiles : je m'en suis assuré tant sur empreintes par les méthodes classiques que sur coupes par le procédé d'ELLERMANN. Rien d'extraordinaire non plus à cela, les neutrophiles au sens strict n'existant même pas chez tous les animaux de laboratoire. La cellule adipeuse, sous sa forme typique, manque également et tout au plus pourrait-on rapprocher de la cellule adipeuse embryonnaire des Vertébrés les cellules à graisse que j'ai vues chez *Fecampia* (p. 59) et temporairement chez les *Tricladés Paludicoles* (p. 60).

Après ces résultats négatifs, la discussion doit être plus serrée, sauf pour les hématies des Némertiens, dont le rapprochement avec celles des Vertébrés s'impose évidemment.

I. — Hématies

Sur les hématies des Némertiens mes observations (p. 92) sont d'ailleurs insuffisantes pour me permettre plus que quelques remarques éparses.

Tout d'abord j'ai montré (p. 94) que tous les termes de passage se rencontraient dans le sang circulant entre les leucocytes et les hématies, et que vraisemblablement une partie au moins de celles-ci se formait dans le sang lui-même. Pour surprenante qu'elle paraisse à première vue, une telle constatation est loin d'être isolée. KNOLL (1893) et GOODRICH (1897) en ont fait de semblables respective-

ment chez les Capitellides et chez *Glycera siphonostoma*. Chez les Batraciens même, à des époques convenables, MARQUIS (1892), PAPPENHEIM (1896), NEUMANN (1896), JOLLY (1904) ont trouvé dans le sang toutes les formes jeunes des hématies. Mais il y a plus, et les travaux récents de DANTSCHAKOFF (1918) ont montré que chez les Vertébrés la différenciation des érythrocytes, ou du moins la première partie, déterminante, de cette différenciation, ne peut se faire que de façon intravasculaire. Ce point de vue serait peut-être fécond, appliqué à l'étude de l'érythropoïèse chez les Invertébrés. En tous cas, il n'est nullement en contradiction avec mes observations sur les Némertiens.

L'évolution de l'hématie présente chez les Némertiens, outre l'accroissement de taille, trois caractères bien constatés : l'apparition d'une membrane, la dégénérescence nucléaire, le changement d'affinités chromatiques du cytoplasma.

La question de la membrane est encore très discutée pour les hématies des Vertébrés. Je me contente, sur ce point, de renvoyer à la revue du sujet par WEIDENREICH (1903-04). Les arguments apportés en faveur de l'existence d'une membrane sont cependant très forts. On peut citer surtout l'isolement possible de la membrane par l'eau distillée qui fait éclater le globule, sa mise en évidence par l'hématoxyline sur les coupes, et enfin son observation directe sur le frais, au moyen de l'ultramicroscope. Cette dernière méthode de recherche m'était inaccessible, faute de sang de Némertiens frais. Mais l'existence de la membrane ne fait aucun doute, tant sur les coupes à l'hématoxyline que dans les cas où l'hématie dégénérée se réduit à cette membrane (pl. VIII, fig. 2, N). Des constatations analogues ayant été faites, par KÖLLMANN

notamment, chez les Sipunculien, les *Glycera* et *Cucumaria planci*, il semble bien que l'existence de la membrane soit un caractère général de l'hématie.

Chez les Vertébrés on a mis en évidence, dans l'évolution des hématies, une dégénérescence nucléaire constante (1), diversement marquée, mais qui débute d'ordinaire par la disparition du nucléole et par une condensation pycnotique de la chromatine. Elle continue souvent, soit par fragmentation nucléaire, soit par des aspects de vacuolisation, de dissolution du noyau, soit même par son expulsion. Des auteurs tels que ISRAEL et PAPPENHEIM (1896) semblent du reste n'attacher que peu d'importance au détail du mode de disparition nucléaire. Chez les Némertiens aussi la dégénérescence nucléaire est la règle et débute par pycnose (pl. VIII, fig. 2); on observe ensuite, le plus souvent, une déformation et une sorte de vacuolisation du noyau, mais les aspects de fragmentation ne sont pas rares non plus. KOLLMANN a signalé des faits analogues, de pycnose au début, et de fragmentation nucléaire, chez les Géphyriens. Dans ses figures d'hématies de Glycériens, même, on peut remarquer l'absence de nucléole et une légère tendance à la pycnose. Il semble donc que l'évolution nucléaire soit toujours assez rapide dans les hématies, et puisse aboutir fréquemment à leur dégénérescence.

L'apparition de l'hémoglobine se marque, ici comme chez les Vertébrés, par le développement de la réaction acidophile dans l'hématie, et les hématies les plus jeunes sont aussi moins acidophiles, « polychromatophiles ».

Cette modification paraît être indépendante de l'évolu-

1. Cf. WEIDENREICH, 1904, pp. 407 et 417.

tion nucléaire : elle peut être synchrone de phases variées de celle-ci. Telle est aussi la conclusion à laquelle arrive WEIDENREICH après discussion de cette question chez les Vertébrés. On peut noter, comme confirmation, que KOLLMANN (1908) observe aussi un début de pycnose nucléaire dans les hématies des Géphyriens, qui ne subissent cependant pas d'évolution hémoglobique, puisque leur pigment est de l'hémérythrine.

II. — Cellules fixes et cellules conjonctives

Je ne suis pas le premier, loin de là, à rapprocher le parenchyme du tissu conjonctif des Vertébrés, et en particulier les cellules fixes des cellules conjonctives. Les mots de tissu conjonctif, substance conjonctive, cellule conjonctive, sont même employés de façon banale dans les mémoires qui traitent des Plathelminthes. Il importe cependant de préciser.

Il n'est pas douteux que par sa forme ramifiée, aplatie, son noyau à structure particulièrement nette, et gonflé surtout dans le jeune âge, son protoplasma peu colorable, son activité sécrétrice à l'état jeune, sa propriété de donner naissance à une substance squelettique assez voisine du collagène, la cellule fixe (p. 39) ne se rapproche de la cellule conjonctive. Celle-ci est capable aussi, d'après J. ARNOLD (1900), d'excréter les sels de fer, tout comme la cellule fixe (p. 42).

On ne peut pas cependant identifier sans plus la cellule fixe à la cellule (« fibroblaste » de MAXIMOW) du tissu conjonctif lâche chez les Vertébrés. Les cellules fixes sont anastomosées entre elles (p. 40); les fibroblastes ne le sont plus (MAXIMOW, 1909). L'activité sécrétrice de la cel-

lule fixe jeune a peu de points communs avec la sécrétion rhagiocrine de la cellule conjonctive. La substance squelettique sécrétée par les fibroblastes est du collagène; celle que forment les cellules fixes est plutôt de la réticuline, ou du moins ne dépasse pas un stade précollagène (p. 44). Le conjonctif lâche des Vertébrés comprend des faisceaux conjonctifs et souvent des fibres élastiques qui manquent, les uns et les autres, chez les Plathelminthes. Dans bien des cas la cellule fixe peut se charger de peroxydase (p. 42), ou encore de pigment (p. 43), sans qu'il y ait de chromatophores spécialisés; il ne paraît pas en être ainsi chez les Vertébrés, et SCHULTZE (1909) a recherché en vain les peroxydases dans les fibroblastes: j'ai fait la même constatation négative.

Les analogies sont plus étroites avec les cellules du tissu réticulé. Celles-ci aussi sont anastomosées entre elles, et la substance qu'elles forment est de la réticuline. De plus, si le processus de sécrétion du collagène par le fibroblaste reste discuté, il semble bien établi que la cellule réticulée se transforme elle-même directement en fibre, comme l'a fait voir parmi d'autres LAGUESSE (1890) sur la rate des Sélaciens. Nous avons constaté un processus analogue dans la cellule fixe des Plathelminthes; si le schéma en est le même, l'image n'en est cependant pas rigoureusement superposable.

Nous nous rapprochons plus encore en nous adressant au mésenchyme embryonnaire des Vertébrés, tel qu'il a été décrit chez les Oiseaux par DANTSCHAKOFF, chez les Mammifères par MAXIMOW (1909), chez *Rana* par STUDNICKA (1911). Ce dernier auteur, il est vrai, attribue à l'ectoderme et à l'endoderme une part dans la formation du réseau « mésostromique » d'abord anhiste. Il m'est impos-

sible de préciser dans quelle mesure ceci s'applique aux Plathelminthes, puisque je n'ai suivi l'embryogénèse que chez les Triclades, qui précisément n'ont pas de feuilletts différenciés. On peut remarquer simplement que l'hypothèse d'un « mésostroma » concilierait l'analogie constatée entre le parenchyme des Polyclades et celui des Cténophores, avec la rareté des cellules dans ce dernier : le « mésostroma » serait simplement prédominant chez les Cténophores, correspondant à la mésoglée des Coelentérés.

Quoi qu'il en soit, l'identité est presque parfaite entre le reste des descriptions de STUDNICKA et celles que j'ai données chez les Polyclades par exemple. Ce sont les mêmes éléments cellulaires anastomosés, à protoplasma mal délimité, se prolongeant directement en fibres, fibres exoplasmiques d'après les idées de l'auteur; c'est la même réduction progressive du corps cellulaire, qui arrive à laisser le noyau comme à nu. C'est la même absence de faisceaux de fibres différenciées et isolées des cellules. C'est aussi une substance fondamentale que STUDNICKA n'ose pas nommer collagène, quoiqu'elle ait avec le collagène bien des caractères chromatiques communs : c'est que, comme on le sait depuis SCHWANN (1839), et comme l'ont signalé depuis bien des auteurs, jusqu'à GOLOWINSKY (1907) le conjonctif embryonnaire, lui non plus, ne donne pas de gélatine; c'est la « substance précollagène » de LAGUESSE (1920).

Quant au réseau lamellaire des Trématodes, si spécialisé que, si on ne pouvait suivre son évolution progressive du pourtour vers le centre du corps, on méconnaîtrait certainement sa nature, il n'est pas sans analogie avec un tissu évolué, mais bien différent du conjonctif lâche, et qu'a décrit aussi STUDNICKA : le tissu dermique et sous-

cutané de *Lophius*. Ici aussi on arrive à un système de lamelles anastomosées, de nature exoplasmique, dans lesquelles courent des fibrilles; des cellules, plus ou moins bien délimitées, y sont réparties (1907, p. 513, fig. 11). Aux cellules près, qui finissent souvent par disparaître chez les Trématodes, l'analogie est frappante. STUDNICKA ne signale cependant pas de réseau dans les lamelles; mais, n'ayant pas employé l'imprégnation argentique, il n'aurait pas pu le voir si ce réseau avait existé.

Chez les Némertiens, *Drepanophorus* par exemple, il est des régions du corps où les lacunes intercellulaires s'effacent, où la substance fondamentale paraît homogène et non plus réticulée, avec quelques fibrilles conjonctives qui y courent; les cellules s'en distinguent beaucoup mieux qu'ailleurs et paraissent posées à plat sur elle; elle n'est plus trouée que de rares lacunes de grande taille et très bien limitées. La description par STUDNICKA de la jeune papille dentaire chez *Raja* (1907, p. 501, fig. 3) nous offre tous les mêmes caractères.

Il n'est pas jusqu'aux condensations sous-épidermiques du parenchyme, appelées membrane basale chez les Polyclades ou *Cutis* chez les Némertiens, qui ne rappellent le derme d'Ammocète, tel qu'il est figuré par STUDNICKA (1907, p. 506, fig. 5). Ceci permet peut-être d'interpréter de façon nouvelle, bien qu'hypothétique, la « basale » feuilletée et anhiste des Polyclades. LANG (1884) la tenait pour une condensation de parenchyme, devenue anhiste par disparition des éléments cellulaires. SIXTEN BOCC (1913) se prononce contre cette opinion, et dit n'avoir jamais trouvé de noyaux dans la basale. LANG en a pourtant figuré chez *Cestoplane rubrocincta*, et pour mon compte j'en ai vu de très nombreux chez *Discocelis tigrina*

(pl. IV, fig. 5). Le fait que je les ai cependant cherchés en vain chez la même *Cestoplana* me fit supposer d'abord que, cellulaire au début, la « basale » des Polyclades subissait une transformation anhiste plus ou moins précoce suivant l'espèce, et peut-être suivant l'individu. Mais les données de STUDNICKA font place à l'hypothèse opposée, dans laquelle l'état anhiste serait primitif comme chez l'Ammocète, et où les cellules immigreraient secondairement. Des études embryogéniques seules peuvent trancher cette question.

Ces quelques exemples montrent qu'à chaque modalité du réseau fixe décrit chez les Plathelminthes on peut faire correspondre chez les Vertébrés, et surtout chez les embryons de Vertébrés, un type de tissu, non pas identique, mais caractérisé par des éléments histologiques très analogues ou des directions évolutives voisines.

Je ne peux prétendre comparer ici la cellule fixe des Plathelminthes à tous les éléments analogues de la série animale. Ceux-ci sont souvent mal connus, et une telle comparaison exigerait souvent une étude personnelle approfondie préalable. Les Mollusques, cependant, ont déjà été bien étudiés à ce point de vue, notamment par J. KOLLMANN (1877), FLEMMING (1878), BROCK (1883), CHATIN (1894 et 1898). Ces auteurs et d'autres encore, dont on trouvera dans SIMROTH (1909) une liste à peu près complète, s'accordent à décrire le conjonctif comme formé fondamentalement de cellules étoilées, anastomosées, comprenant dans leurs mailles des éléments plus ou moins mobiles et libres. J'ai pu voir, en effet, que l'aspect est très analogue à celui qu'offrent nombre de Plathelminthes. D'autre part les recherches chimiques de FORSTER (1877) et de HAMMERSCHLAG (cité par PANETH, 1885) ont montré que la

substance interstitielle des Mollusques, à l'exception des Céphalopodes (HOPPE-SEYLER, 1881), n'est pas du collagène. Cet ensemble de caractères rapproche le « conjonctif » des Mollusques du parenchyme des Plathelminthes, et les conclusions auxquelles nous arrivons sur ce dernier semblent susceptibles d'être étendues à d'autres groupes d'Invertébrés.

III. — Cellules libres et leucocytes hyalins

Tandis que, par la plupart des auteurs, les cellules libres sont appelées, sans plus, cellules migratrices, *Wanderzellen* ou *Stammzellen*, STEVENS (1901) et CAULLERY et MESNIL (1903) les ont désignées du nom de leucocytes, les assimilant donc à certains éléments du sang circulant.

Il peut sembler, si l'on se reporte à notre analyse des cellules libres (p. 46 sqq.) chez les Tricladés, qu'une telle dénomination soit appliquée trop largement. Il faudrait la délimiter et en exclure les cellules libres primitives, indifférenciées, capables de donner naissance aux produits génitaux, les véritables cellules-souches. L'application par CAULLERY et MESNIL du mot leucocyte à certaines cellules de *Eccampia* serait alors erronée : les leucocytes seraient les cellules libres du type somatique seules.

Quoi qu'il en soit, un fait est certain : des leucocytes existent au moins chez les Tricladés, sans doute chez les Polycladés, les Rhabdocoelides, les Cestodes. Cette constatation suffit à entraîner la conclusion : l'existence d'un sang différencié n'est pas nécessaire à la présence de leucocytes hyalins.

Mais on arrive à des résultats d'une portée beaucoup plus profonde si l'on admet au nombre des leucocytes les

cellules-souches elles-mêmes. Cette extension s'impose d'ailleurs, si l'on considère le cas de certaines Polyclades ou de certains Cestodes : les cellules-souches, et elles seules, sont liées par tous les intermédiaires à des éléments à longs prolongements granuleux (p. 60) qui rappellent par tous leurs caractères les clasmatocytes de RANVIER, les « *ruhende Wanderzellen* » de MAXIMOW, formes de repos des lymphocytes.

L'extension s'impose aussi au nom des travaux les plus récents sur l'origine du sang chez les Vertébrés. BRYCE (1905) chez *Lepidosiren paradoxa* Fitz., DANTSCHAKOFF chez les Sauropsidés, MAXIMOW (1909) chez les Mammifères sont arrivés à des résultats dans l'ensemble concordants et très suggestifs. Partout ils ont trouvé une cellule-souche commune à tous les éléments du sang, comme le voulait l'école monophylétiste. Cette cellule-souche, pour eux comme pour des hématologistes tels que DOMINICI, PAPPENHEIM, WEIDENREICH, CIACCIO, c'est le grand lymphocyte, le lymphoïdocyte de PAPPENHEIM. DANTSCHAKOFF, pour marquer ses propriétés, lui donne récemment le nom d'hémocytoblaste ou d'hémoblaste.

L'hémoblaste est équivalent à la cellule de mésenchyme embryonnaire qui, simplement, a rétracté ses prolongements; il est capable de la reproduire. Morphologiquement, il est caractérisé (DANTSCHAKOFF, 1918, p. 18) par la basophilie intense de son cytoplasma, le manque de structure définie de la chromatine dans le noyau au repos, l'existence de grands nucléoles intensément basophiles, l'absence de séparation nette entre le noyau et le cytoplasma. A ces caractères il faut ajouter un chondriome qui, d'après SCHRIDDE (1905) et MEVES (1910), est formé, dans des éléments équivalents, d'un petit nombre

de grosses mitochondries. Tous ces caractères sont précisément ceux de mes cellules-souches. Mieux encore que les descriptions, d'ailleurs, un coup d'œil sur les planches de DANTSCHAKOFF ou celles de PAPPENHEIM et FERRATA (1940) peut montrer avec quelle rigueur les hémoblastes, les lymphoïdocytes, sont superposables aux cellules-souches des Triclades et des Polyclades. Tous ces caractères sont de ceux qui doivent avoir une importance de premier ordre pour la vie et les capacités de l'élément : ils sont donc essentiels.

Pour les auteurs cités plus haut, l'hémoblaste peut se différencier en plusieurs sens. Il peut, dans diverses circonstances, que DANTSCHAKOFF (1918) ramène toutes à la condition intravasculaire, se spécialiser en hématies : mes observations sur les Némertiens, seuls pourvus d'hématies, sont trop incomplètes pour que je puisse utiliser ce caractère. L'hémoblaste peut se fixer à nouveau et évoluer en cellule conjonctive, comme le peut la cellule-souche des Plathelminthes. Il peut se transformer en leucocyte granuleux, et les analogies de ce processus exigeront plus loin toute une discussion.

L'hémoblaste peut aussi, par division, produire le petit lymphocyte, le lymphocyte ordinaire du sang et de la lymphe, caractérisé par la réduction du cytoplasma, la structure plus nettement chromatique du noyau, la perte du nucléole. A la vérité, les auteurs, même monophylétistes, ne sont pas d'accord sur la valeur du lymphocyte : si WEIDENREICH et MAXIMOW admettent que le petit lymphocyte peut, par accroissement, en reproduire un grand, avec toutes ses capacités évolutives, DANTSCHAKOFF en doute, et PAPPENHEIM, qui le nie, ne voit en lui qu'un résultat de spécialisation.

Chez les Triclades (p. 49), les Polyclades, les Cestodes, j'ai montré qu'il existait des éléments à étroit liseré protoplasmique, à noyau plus chromatique et sans nucléole visible; ces éléments proviennent de la division des cellules-souches. Par tous ces caractères ils sont bien comparables aux lymphocytes. Comme eux, là du moins où j'ai pu préciser ces données, ils ne montrent pas de peroxydases et ne se colorent pas par les colorants vitaux. Comme eux, enfin, ils ont un chondriome formé tantôt de grosses mitochondries sphériques, comme les ont décrites SCHRIDDE (1905), BECKTON (1909), WALLGREN (1909), CIACCIO (1911), ALAGNA (1912), DUBREUIL et FAVRE (1914) dans les lymphocytes ou les lymphoblastes, tantôt de nombreux chondriocontes, comme les y ont décrits MEVES (1910) et BUTTERFIELD, HEINECKE et MEYER (1909).

En ce qui concerne ces éléments dans les groupes que j'ai étudiés, je ne peux guère me prononcer sur la destinée du lymphocyte : d'une part il semble bien qu'on trouve des intermédiaires entre lui et l'hémoblaste, chez les Polyclades, et l'on ne peut guère les interpréter que par une évolution qui reproduirait l'hémoblaste, puisque la transformation inverse se fait par division; mais d'autre part l'étude du chondriome, chez les Triclades, semble indiquer une spécialisation que l'on imagine difficilement réversible.

Une autre destinée pourrait être pour le lymphocyte l'accroissement de son cytoplasma et la transformation en grand leucocyte. Chez les Vertébrés, DANTSCHAKOFF ne rejette pas comme impossible une évolution analogue des lymphocytes en « cellules migratrices histiotopes » (1918, p. 167); du moins a-t-elle pu tracer une série continue des uns aux autres.

EHRlich et son école (cf. 1891, et LEVADITI, 1902) déniaient au lymphocyte, eux déjà, toute capacité évolutive. Une réaction se marqua ensuite, qui décrivit sa transformation continue en grand mononucléaire : WEIDENREICH (1911) chez les Vertébrés, et KOLLMANN (1908) chez les Invertébrés, ont donné à cette théorie une valeur générale. On pourrait l'appliquer, elle aussi, aux Plathelminthes, et interpréter les faits par une évolution du même genre. Mais à la lumière des travaux récents de l'hématologie la notion de grand mononucléaire apparaît plus complexe qu'il ne semblait après la schématisation d'EHRlich, dont avaient profité ses contradicteurs eux-mêmes. Il semble certain qu'on y a confondu longtemps, et les grands lymphocytes, promus aujourd'hui au rang d'hémoblastes, et les cellules histiotes de DANTSCHAROFF, et d'autres formes encore, parmi lesquelles même des cellules fixes redevenues mobiles.

Chez les Triclades, en particulier, la cellule que nous serions amené à qualifier de grand mononucléaire n'a pas tous les caractères du grand mononucléaire classique. Celui-ci est exempt de peroxydases, tout comme le lymphocyte (ER. MEYER, 1903; WINKLER, 1907; SCHULTZE, 1909; FIESSINGER et ROUDOWSKA, 1912; EVANS, 1913); il se charge de fer dans les cas de sidérose (ARNOLD, 1900); il possède des propriétés éminemment phagocytaires, bien connues depuis METCHNIKOFF, qui en a fait le type des macrophages. Or, le leucocyte que nous aurions à lui comparer chez les Triclades est précisément chargé de peroxydase, ne recueille pas les sels de fer, et n'a que des propriétés phagocytaires de microphage. On voit à la fois sur cet exemple combien la notion de grand mononucléaire est vague si on la considère comme purement morphologique,

et combien l'identification d'un type cellulaire exige de convergence expérimentale pour être simplement probable.

En résumé, chez les Plathelminthes, ou du moins chez certains d'entre eux, nous retrouvons des formes cellulaires libres rigoureusement superposables à certaines formes du sang des Vertébrés, et avant tout l'hémoblaste, équivalent exact, mais libre, de la cellule de mésenchyme indifférenciée. Le lymphocyte aussi y existe dans certains cas. Ces éléments lymphoïdes sont donc certainement indépendants de l'existence ou de l'absence d'un sang circulant. Il est à peine besoin de faire remarquer que ce résultat s'accorde parfaitement avec ceux des hémato-logistes unicistes récents.

D'autre part les cellules-souches, les hémoblastes, nous apparaissent ici capables de donner naissance à des produits génitaux. Même si, pour sauvegarder la distinction du soma et du germen, on admettait qu'il y a là deux lignées, l'une germinale, l'autre hématique, confondues en apparence, on serait forcé de convenir cependant qu'elles sont bien voisines dans l'ontogénèse ! Ainsi se révèle le haut degré d'indifférenciation de l'hémoblaste.

IV. — Cellules vésiculeuses et tissus de soutien

Dans deux revues critiques d'ensemble, SCHAFFER (1903 et 1911) a établi les bases d'une histologie comparée pour les tissus de soutien du type vésiculeux. On doit entendre par là ceux dont la rigidité résulte d'une turgescence cellulaire. SCHAFFER y comprend par exemple le tissu de la corde dorsale, le tissu axial des filaments branchiaux de Sabelle et des tentacules de Méduses, certains états du

précartilage, le tissu adipeux, l'ensemble des cellules de LEYDIG, tant chez les Mollusques que chez les Crustacés, le tissu de soutien du système nerveux chez les Géphyriens, etc... Il y range aussi d'un mot, hypothétiquement, les cellules vésiculeuses des Trématodes (1911).

J'ai montré plus haut (p. 73) que les membranes attribuées à ces derniers éléments ne leur appartiennent pas en réalité, que du moins, s'ils ont une membrane, celle-ci est extrêmement mince; il ne suit pas de là, d'ailleurs, que la turgescence ne puisse leur donner un rôle de soutien.

Dans la même catégorie on peut ranger les cellules à mucus des Turbellariés et des *Linceus* (p. 72) et avec elles certaines cellules à mucus qui leur ressemblent beaucoup, que j'ai observées en certains points du manteau chez la Moule (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) et qui y constituent une sorte de tissu assez semblable à celui de *Prostheceraeus*.

Du point de vue mécanique, on peut donc admettre le groupement proposé par SCHAFER, mais il doit être bien entendu que ce groupement ne suppose aucun rapprochement biochimique, et que les uns et les autres de ces éléments, même lorsqu'ils sont également riches en glycogène, ce qui est fréquent, peuvent avoir des rôles tout différents dans le métabolisme de l'animal.

Il est possible cependant que les grandes cellules des Trématodes soient à rapprocher plus étroitement des cellules de LEYDIG des Mollusques. Non seulement celles-ci ont le même aspect, la même disposition, et contiennent, elles aussi, de grandes quantités de glycogène, comme on le sait depuis BARFUTH (1885), mais encore elles paraissent manquer, elles aussi, de membrane nette, et elles

contiennent, à côté du noyau, une masse granuleuse qui, à ma connaissance, n'a été figurée que par PRENANT (1904), et qu'il a interprétée, avec doute, comme un noyau accessoire. Cette masse me paraît analogue à celle que j'ai figurée chez la Douve (pl. II. fig. 34) : elle indiquerait un dédoublement du glycogène en graisse, soit que cette opération soit suivie chez l'Escargot de la combustion de la graisse, soit que le prélèvement des tissus ait été fait pour cette préparation à une époque de vie anaérobie partielle.

V. — Rhabdites, corps érythrophiles, et granulations éosinophiles d'Ehrlich

Malgré le travail spécial que j'ai consacré aux rhabdites (1919), et malgré l'importance que j'ai accordée dès lors à leur oxyphilie, je n'ai pas songé à les rapprocher des granulations éosinophiles ou granulations « d'EHRlich. Leurs caractères communs sont cependant nombreux.

Pour définir la granulation, LEVADITI (1902, p. 37) exige avant tout l'affinité élective à l'égard des couleurs acides, et en particulier, dans les mélanges, à l'égard des couleurs les plus acides. Mais il réclame aussi d'autres caractères : « *résistance que ces granulations, à l'encontre de toutes les autres formations granulaires, opposent à l'action dissolvante des acides étendus d'eau (HCl à 1 p. 100)* », et « *dimensions qui dépassent de beaucoup celles des granulations neutrophiles, des Mastzellen ou des pseudo-éosinophiles.* »

« Définies de la sorte », ajoute LEVADITI, « les granulations éosinophiles se présentent sous la forme de corpuscules arrondis ou légèrement allongés, sensible-

ment réfringents, le plus souvent incolores, doués parfois d'une légère teinte jaunâtre (chez le Cheval). Dans certains cas ces granulations ont la configuration d'un bâtonnet et ressemblent aux formations *cristalloïdes* qu'on décele dans le protoplasma végétal (1).

« La constitution morphologique de ces granulations est relativement simple. On ne distingue aucune structure bien nette, sauf dans certains cas où, d'après EHRLICH et BETHMANN, on constate que leur périphérie est plus colorée que leur centre. Ce fait nous a paru manifeste chez les Oiseaux (2). »

Cette longue citation était nécessaire pour montrer que presque tous les caractères exigés des granulations oxyphiles par l'école d'EHRLICH sont ceux mêmes que, tout à fait indépendamment, j'ai attribués aux rhabdites en 1919.

Un seul semble leur manquer. Encore est-il qu'un caractère de solubilité dans les acides est assez difficile à apprécier. J'ai moi-même changé d'avis à ce sujet depuis 1919, et je considère actuellement les rhabdites comme lentement dissous par les acides. De même, les hématologistes ne sont pas d'accord sur la solubilité des granulations. Tandis que SCHWARZE (1880), sur lequel s'appuie LEVADITI, les trouve inaltérées après action de l'acide acétique, RINDFLEISCH (1863), SEMMER (1874), AL. SCHMIDT (1874), LAKER (1886), SCARPATETTI (1891), SHERRINGTON (1894), PETRY (1912), et LOEB (1905) chez *Limulus*, les dissolvent par l'acide acétique, les acides

1. Les mots en italique sont en italique dans le texte.

2. On a décrit depuis lors des cas encore plus frappants de cette configuration : les granulations de la Torpille, décrites par SARRAZES et MURATET (1908) et figurées par DRZEWINA (1911), ressemblent tout à fait à des rhabdites.

minéraux, ou même l'acide carbonique; WEIDENREICH (1911) estime que SCHWARZE a dû essayer l'action de l'acide sur des granulations fixées, et fait de la solubilité dans les acides un caractère essentiel des granulations α . Tel est aussi le résultat des essais que j'ai faits en ce sens.

Inversement, tandis que RINDFLEISCH, SHERRINGTON, SCARPATETTI, LANINE (1912) déclarent les granulations oxyphiles insolubles dans l'eau, SEMMER y observe leur gonflement, et SCHWARZE, leur gonflement léger et leur résolution en une masse légèrement granulée. LOEB (1905) fait des observations analogues chez *Limulus*. KOLLMANN (1912) distingue à ce point de vue parmi les granulations. J'ai montré déjà que les rhabdites d'un même animal, suivant leur état de maturité, restent inaltérés dans l'eau, ou s'y gonflent et donnent souvent une masse granulée.

Enfin, si les lessives de soude, d'après RINDFLEISCH et SEMMER, dissolvent les granules, SCARPATETTI a observé que cette dissolution était inconstante; elle ne se produit qu'avec des lessives relativement concentrées. LOEB indique aussi, chez *Limulus*, que les alcalis faibles n'ont pas d'action.

EHRlich et ses élèves ont observé des changements dans la réaction chromatique des granulations sous l'action de la chaleur: à mesure que la granulation a été portée à une température plus élevée, elle prend des colorants de moins en moins acides. J'ai fait les mêmes observations chez les rhabdites, en me servant de l'aurantia, de l'éosine et de l'induline.

RINDFLEISCH, SCHWARZE et SCARPATETTI ont reconnu l'inaltérabilité des granulations α par l'alcool, l'éther, le sulfure de carbone. Je rappelle que les rhabdites aussi ne sont modifiés en rien par ces dissolvants.

SIAWCILLO (1895), HABERSON (1906) et PETRY (1908 et

1912) entre autres, ont vu les granulations α se colorer en brun foncé par l'iode. Il en est de même des rhabdites, et j'ai constaté que la teinte est la même dans les deux cas.

Après SCHWARZE, GOLLASCH (1889) indique que les granulations α ne réduisent pas l'acide osmique. On sait qu'il en est de même des rhabdites.

WEISS (1892) a obtenu sur les granulations α une réaction d'albuminoïdes (coloration violette par la vanilline, l'acide sulfurique et le sulfate ferrique). SIAWCILLO (1895) a réussi sur elles les réactions xanthoprotéique et de Millon. LÖWIT (1891) a obtenu cette dernière chez l'Écrevisse. Enfin PETRY (1908 et 1912) y a décelé de l'azote et du soufre, a obtenu sur elles ou sur leurs produits de dédoublement un grand nombre de réactions des protéiques, et a reconnu dans les produits de leur digestion tryptique la présence de leucine et de tyrosine. Quant aux rhabdites, l'analyse élémentaire sommaire que j'ai pu en faire m'a montré qu'il s'agissait d'une substance azotée et sulfurée, donnant des réactions d'albuminoïdes, et totalement destructible à la longue par la trypsine.

WEISS (1892) n'a pas pu digérer artificiellement les granulations oxyphiles. PETRY (1908 et 1912) a réussi à les isoler par la trypsine. Je rappelle que c'est là précisément le procédé qui m'a servi à préparer les rhabdites purs. Il ne s'agit, dans tous les cas, que d'une résistance relative, et non pas absolue.

FREIBERG (1892), BARKER (1894), PRZEWSKY (1896), PETRY (1912), ont montré que les granulations α contiennent du fer (1), mais que la réaction microchimique exige un démas-

1. ASKANAZY (1904) a contredit les indications microchimiques de BARKER, mais il est probable qu'il n'a pas opéré le démasquage assez énergiquement. On sait, au surplus, qu'il y a des états organiques du fer impossibles à démasquer microchimiquement : dans l'hémoglobine par exemple.

quage énergique (plus de 24 heures dans le sulfure d'ammonium à 60°). J'ai reconnu que les cendres de rhabdites contiennent beaucoup de fer, mais je n'ai pu le mettre en évidence microchimiquement, malgré l'énergie des moyens employés au démasquage.

SHERRINGTON (1894), appliquant aux leucocytes éosinophiles du Chat et du Lapin les procédés microchimiques de recherche du phosphore par la méthode de LILIENFELD et MONTI, a eu un résultat positif sur les granulations α ; il suppose qu'elles sont constituées par une nucléalbumine. Non seulement la réaction azoto-molybdique de MACALLUM m'a donné au bout de 24 heures au moins des résultats positifs, mais surtout j'ai pu (1919) montrer macrochimiquement que les rhabdites renferment une proportion très forte de phosphore organique, et que très probablement ils sont formés d'une nucléoprotéide insolubilisée par le calcium (1).

Quant à ce dernier métal, PETRY (1912) en reconnaît la présence en grande quantité dans les granulations α aussi.

Pour rapprocher les rhabdites des granulations α , je ne me suis pas contenté de ces indications bibliographiques, et du contrôle de quelques détails. J'ai surtout repris les expériences de PETRY, en choisissant comme lui les éosinophiles du Cheval, favorables par la grande

1. PETRY (1912) arrive à de tout autres conclusions au sujet de la teneur en phosphore des granulations α , qui serait, d'après lui, variable, et nulle dans certains échantillons particulièrement purs. Or je montrerai plus loin que cette teneur est au contraire très forte dans les granulations du sang de Cheval. Mais PETRY, en 1912, n'a recherché le phosphore que dans des granulations extraites de la moelle et qui, de son aveu même, étaient mêlées à beaucoup de pigment ocre. Dès lors, ce que l'on sait du balancement fréquent entre le pigment ocre et les granulations ne permet-il pas de supposer que les échantillons « particulièrement purs » étaient des échantillons particulièrement riches en pigment ocre et pauvres en granulations. Le produit extrait du sang offre certainement bien plus de garanties.

taille des granulations. Par centrifugations et décantations j'isole les leucocytes d'un litre de sang oxalaté de Cheval. Comme quelques hématies y restent mêlées, je les agite, pour les laquer, avec de l'éther, puis je lave par centrifugations et décantations successives jusqu'à entraînement complet de l'hémoglobine. Le résidu blanc est digéré par la trypsine à 0,2 p. 100 en solution dans la soude à 0,2 p. 100, comme pour la préparation des rhabdites. Au bout de cinq jours d'étuve à 37° il ne reste que les granulations oxyphiles, comme on peut s'en assurer au microscope; elles sont peu altérées, moins oxyphiles cependant qu'avant la digestion. Je lave à l'eau, puis à l'alcool et à l'éther, pour entraîner les phosphatides s'il y en a, et je sèche à l'étuve.

Sur la poudre ainsi préparée j'ai pu refaire les réactions faites en 1919 sur la poudre de rhabdites : de la même façon j'ai pu mettre en évidence qu'il entre dans sa composition carbone, hydrogène, oxygène, azote, soufre, phosphore et calcium. A cette liste il faut ajouter le fer, facile à déceler dans les cendres de rhabdites aussi bien que de granulations. Dans les cendres de granulations oxyphiles le phosphate de calcium est mêlé, semble-t-il, d'une proportion de carbonate un peu plus forte que dans les rhabdites : du moins l'effervescence par les acides est-elle plus vive.

La calcination à l'abri de l'air, que je n'avais pas pratiquée en 1919, laisse dans les deux cas un résidu charbonneux, d'où on ne peut extraire de phosphate de calcium par l'acide acétique. Par contre, si on chauffe ensuite ce résidu au contact de l'air, on observe tout à coup une lucidité rapide, et à partir de ce moment le phosphate tricalcique est décelable; de même l'addition à froid d'un

oxydant tel que l'acide azotique détermine l'apparition du phosphate. La calcination à l'abri de l'air donne donc, non du phosphate, mais du phosphure de calcium, nouvelle preuve de la nature organique du phosphore dans les deux cas. Le charbon n'est brûlé que bien après le phosphure de calcium. En outre le fait qu'un excès de calcium est resté disponible pour se combiner au gaz carbonique provenant de la combustion nous montre une fois de plus que ce métal n'est pas combiné à l'acide phosphorique, mais entre dans la molécule d'une autre façon.

Sur les granulations α j'ai poussé, comme je l'avais fait sur les rhabdites, la digestion tryptique pendant plusieurs mois jusqu'à destruction complète des granulations. De la même façon j'ai obtenu un liquide riche en phosphore, mais où le phosphate n'était pas directement décelable. L'addition d'acide azotique, ou, avec précaution, d'acides acétique ou chlorhydrique étendus, détermine de la même façon dans le liquide un précipité, que je suppose constitué d'acide nucléique, car il se redissout dans un excès d'acide acétique ou chlorhydrique, ou encore dans la soude. J'avais obtenu précédemment des résultats identiques sur les rhabdites.

Ainsi toutes les données optiques, chromatiques, microchimiques et macrochimiques que nous possédons révèlent entre certaines granulations α et les rhabdites des rapports plus étroits qu'il n'en a jamais été établi entre les granulations α elles-mêmes chez les diverses espèces et surtout dans les divers embranchements.

Il existe pourtant chez les Turbellariés d'autres granulations oxyphiles : celles que j'ai désignées, pour n'en rien préjuger, sous le nom de corps érythrophiles. De leur nature nous ne savons que leurs propriétés chroma-

tiques, et, à condition d'admettre leur homologie avec les produits des glandules nidamentaires de *Fecampia*, une composition chimique probablement très voisine de celle des rhabdites. Leurs caractères physiques les en rapprochent aussi.

Il est donc difficile de décider quelles sont, des rhabdites ou des corps érythrophiles, les formations que l'on doit rapprocher des granulations α . Mais est-il bien nécessaire de décider et ne reconnaît-on pas, dans bien des espèces, deux sortes de granulations α , d'affinités chromatiques et de forme légèrement différentes? Pareil fait ne serait-il même pas plus général encore si, avec MARINO (1911), KOLLMANN et d'autres, les hématologistes renonçaient à opposer granulations oxyphiles et neutrophiles ou spéciales, ce qui n'entraînerait pas d'ailleurs nécessairement la confusion des deux sortes de leucocytes qui les portent, puisque ceux-ci se comportent différemment dans l'organisme?

VI. — Non-existence des leucocytes éosinophiles

Nous avons trouvé chez les Turbellariés une, et même deux sortes de granulations éosinophiles. Il ne s'ensuit pas qu'il y ait chez eux des leucocytes éosinophiles.

Ni les cellules à rhabdites, ni les cellules érythrophiles ne peuvent mériter le nom de leucocytes. Du leucocyte il leur manque la caractéristique essentielle : il ne semble pas que les cellules érythrophiles soient mobiles ; les cellules à rhabdites, même celles du parenchyme, ne le sont assurément pas. Quant à celles de l'épiderme, on ne peut pas prétendre les comparer à des leucocytes.

Qu'est-ce à dire, sinon que la fonction éosinophile,

quelle qu'elle soit, n'est pas forcément dévolue à des leucocytes et que, si tel est le cas dans la majorité des groupes, il peut fort bien en être autrement ailleurs ?

Cette fonction éosinophile, au surplus, n'est pas toute l'activité des leucocytes éosinophiles de Mammifères. La granulation est entourée par exemple, chez les animaux de laboratoire, d'une zone lipoïdique (CIACCIO, 1909) pourvue de polyphénolperoxydases (WINKLER, 1907 ; DIETRICH, 1908 ; SCHULTZE, 1909) : lipoïdes et peroxydases manquent aussi bien autour des rhabdites que des corps érythrophiles. Les cellules à rhabdites, les cellules érythrophiles, n'assument, si l'on veut, de toutes les fonctions du leucocyte éosinophile, que celle qui nous semble le plus grossièrement biochimique : ce que j'appellerai la fonction éosinophile proprement dite.

Il y a pourtant chez les Triclades une forme cellulaire à granulations oxyphiles, dont je n'ai rien dit jusqu'à présent, parce qu'elle est transitoire : on peut la rapprocher plus étroitement du leucocyte éosinophile. Chez les jeunes Triclades, et notamment les jeunes Dendrocèles à l'éclosion, on trouve sur les côtés du corps des éléments peu nombreux dont les caractères nucléaires et cytoplasmiques sont ceux des hémoblastes, mais qui sont bourrés de granulations éosinophiles sphériques (pl. I, fig. 20). Dans le cytoplasme on voit des grains basophiles très fins, qui sont peut-être des stades jeunes de granulations. Les réactions de celles-ci sont moins oxyphiles que celles des rhabdites. De pareilles cellules rappellent beaucoup, morphologiquement, les leucocytes éosinophiles de Vertébrés. Leur rareté relative m'a empêché d'examiner si elles en ont les fonctions lipoïdique, peroxydasique, etc.

Quoi qu'il en soit, ce sont des formes essentiellement

transitoires, et leur fonction éosinophile, qu'elles assument à ce moment avec les cellules à rhabdites, passe plus tard aux cellules érythrophiles.

VII. — Hypothèse sur la fonction éosinophile

Peut-être, au nom des analogies précédemment reconnues, me sera-t-il permis de suggérer une hypothèse sur l'origine chimique des granulations éosinophiles en général. L'opinion la plus courante parmi les hématologistes est que ces granulations sont des dérivés hémoglobiques. Cette opinion serait insoutenable, puisqu'il existe des granulations éosinophiles chez des animaux que l'on croit dépourvus d'hémoglobine, si WEIDENREICH, un de ses partisans, n'admettait pour elles, dans les divers groupes, des natures chimiques diverses.

Une réaction chromatique, dit-il, est insuffisante pour conclure à une identité chimique. Sans doute, mais il n'entre pas qu'une réaction chromatique dans la définition des granulations, et si dans la plupart des cas on n'a pas réclamé d'une granulation, pour la qualifier d'oxyphile, tous les caractères que j'ai exigés des rhabdites, il n'en est pas moins vrai que la réaction oxyphile est généralement confirmée par d'autres données. WEIDENREICH doit d'ailleurs rendre compte encore de la constance même d'une granulation oxyphile dans presque toute la série animale, constance démontrée par exemple par KOLLMANN (1908) pour les Invertébrés. Quelle est la probabilité, en effet, pour que des granulations de nature entièrement différente se retrouvent dans tous les groupes animaux avec tant de propriétés convergentes!

Il m'est impossible de reproduire ici dans le détail les

arguments donnés par WEIDENREICH pour prouver la nature hémoglobique des granulations éosinophiles, et les discussions auxquelles cette théorie a donné lieu. Lui-même les a résumés (1911, p. 618 et suivantes), avec un peu de partialité quelquefois.

Il ne m'appartient pas de juger les présomptions anatomo-pathologiques et expérimentales qu'il donne d'une liaison causale entre la destruction des érythrocytes et l'apparition des éosinophiles chez l'homme et les animaux de laboratoire. On peut constater seulement que les arguments de ses adversaires n'ont pas grande valeur, et que lui-même a été précédé par bien des auteurs dont il donne une liste, et auxquels il faut ajouter aujourd'hui GOLDZIEHER (1912).

Par contre, je puis dire un mot de deux autres arguments auxquels WEIDENREICH attache grand prix (1911, p. 638). D'abord la couleur des granulations éosinophiles est jaune, et rouge sous de grandes épaisseurs. Ceci est peut-être exact chez certains Vertébrés, mais ne l'est pas pour tous, si l'on en croit bien des auteurs, et ne l'est assurément pas pour les rhabdites dont j'ai montré l'analogie avec les granulations α . WEIDENREICH dit ensuite, rappelant ses travaux antérieurs, avoir observé la dégénérescence directe des hématies en granulations oxyphiles, et la phagocytose des granulations par des leucocytes qui s'en chargent ainsi; parfois même il y aurait phagocytose d'érythrocytes entiers, qui subiraient ensuite la même dégénérescence granulaire. Je me contenterai, à ce sujet, de reproduire ici la figure, d'ailleurs assez énigmatique pour moi, d'un élément de *Prosthion siphunculus* (pl. I, fig. 46) : la cellule a les mêmes caractères protoplasmiques et nucléaires qu'une cellule

à corps érythrophiles; quant à ses inclusions, il est permis de penser que, si elles se trouvaient dans un leucocyte de Vertébré, WEIDENREICH y verrait des figures de phagocytose d'hématie et de dégradation granulaire, alors que cette hypothèse, ici, est évidemment absurde. Pour résumer ma pensée, les aspects interprétés par WEIDENREICH comme des passages directs de l'hématie à la granulation α ne peuvent-ils pas l'être tout autrement?

Avec toute la réserve que comporte mon éloignement des choses de l'hématologie classique, je me demande donc si ARNOLD (1907) et PAPPENHEIM (1899 et 1909 notamment) n'ont pas raison d'admettre des rapports étroits entre l'hémoglobine et les granulations α des Vertébrés, mais de nier la réalité de la dérivation directe et un peu simpliste décrite par WEIDENREICH.

L'hypothèse que je voudrais risquer sur la nature des granulations éosinophiles est la suivante, justifiée par mes observations sur les rhabdites, les grains érythrophiles et les granulations du Cheval. Les granulations α seraient formées d'une nucléoprotéide combinée à du calcium et peut-être constamment à du fer (1). Cette constitution leur serait commune dans tous les groupes: ce qui pourrait varier serait surtout la nature et la proportion de la protéine conjuguée à la nucléine.

Cette hypothèse rendrait compte de la grande constance des granulations α dans la série animale. Elle ne s'opposerait pas à l'hypothèse hémoglobique, puisque dans certains cas la protéine pourrait avoir cette origine. Elle

1. La présence de fer n'implique pas une origine hémoglobique, ni même analogue. On sait, en effet, combien est fréquente l'association du calcium et du fer. PERRY (1912) a d'ailleurs montré que dans les granulations α du Cheval, le fer n'entre pas dans un groupement hématique.

s'accorderait jusque dans le détail avec mes observations, et pourrait rendre compte des données de TETTENHAMER (1893), SACHAROFF (1895), BOGDANOFF (1898), PAPPENHEIM (1899), STEPHAN (1906), FIORIO (1912), qui, de façon diverse, et d'ailleurs plus ou moins plausible, ont signalé ou admis une origine nucléaire des granulations α ou une participation du noyau à leur sécrétion.

En rendant aux granulations éosinophiles la valeur de grains de sécrétion, cette hypothèse expliquerait la spécificité de leur forme, qu'opposent à WEIDENREICH BENDA (1908) et DRZEWINA (1911). En admettant une incorporation non figurée de produits hémoglobiques, elle expliquerait les cas nombreux aussi où la formation des éosinophiles n'est accompagnée d'aucun phénomène hémolytique (SCHAFFER, 1908; VAN DER STRICHT, 1908; MAXIMOW, 1909; DANTSCHAKOFF, 1909). Elle serait d'accord avec les observations déjà nombreuses, bien que passées sous silence par WEIDENREICH, où les granulations oxyphiles sont précédées d'un stade moins oxyphile ou même basophile [MAXIMOW, 1906; KOLLMANN, 1908 et 1912; MEVES, 1910] (1), ou encore de figures mitochondriales ou ergastoplasmiques (DOWNEY, 1909; LÆWENTHAL, 1909) qui n'en sont peut-être qu'un autre aspect; pour mon compte, j'ai eu l'occasion de faire des remarques analogues, tant sur les rhabdites que sur les granulations érythrophiles.

Des considérations sur la forme des rhabdites et des granulations α nous amènent à des résultats analogues.

1. A cette question, se rattache celle des granulations hétérochromatiques, considérées par EHRLICH le premier comme des stades jeunes de l'évolution des granulations oxyphiles, et revues bien des fois depuis, notamment par ARNOLD (1895), RAWITZ (1899), DUBOSCQ (1899), HESSE (1902), BURNETT (1904), DRZEWINA (1905), KOLLMANN (1908 et 1912), JAGIC (1909), KASARINOFF (1910).

J'ai remarqué, chez de très jeunes Dendrocèles qui avaient été laissées un jour dans l'alcool à 70°, que de nombreux rhabdites avaient des contours anguleux et comme cristallins : en fait ils se montraient biréfringents, et d'une biréfringence assez forte, puisque malgré leur faible épaisseur ils donnaient une teinte jaune au microscope polarisant. Leur forme était en lamelles hexagonales, avec des angles d'environ 150°, 55°, 155°. Ils s'éteignaient en long et leur allongement était positif. Des formes à faces courbes, et de biréfringence plus faible, les liaient par une série continue aux vrais rhabdites isotropes. Ils n'étaient ni colorables par les couleurs acides ni solubles dans l'eau, l'alcool, le chloroforme, le toluène, l'ammoniaque, mais ils se dissolvaient dans l'acide acétique. J'ai signalé aussi (p. 76) la forme cristalline nette de certains rhabdites très jeunes.

On sait depuis longtemps, d'autre part, qu'inversement la fixation par la chaleur déforme les granulations en bâtonnet des Oiseaux et en fait des sphères. On peut donc se demander si la forme en bâtonnet, étrange pour des corps monoréfringents, ne s'explique pas par une sorte d'équilibre, instable par certains réactifs, entre deux constituants, l'un amorphe, tendant naturellement à prendre la forme sphérique, l'autre cristallisé (1). KOLLMANN (1912) a été amené déjà à des considérations analogues par la transformation de sphères amphophiles en « cristalloïdes » oxyphiles chez les Sauropsidés.

Cette explication tendrait à faire de l'association entre

1. Cette hypothèse, exposée ici sommairement, peut être suivie dans le détail de l'explication physique, au moyen des remarques de CURIE, relatives aux constantes capillaires des différentes faces des cristaux. (Cf. A. et A. MARY, 1912. Recherches sur les cristaux imparfaits formés en milieu colloïdal. *C. R. Soc. Belge de Géologie*, 10 mars, 1912.)

le composé nucléique et la protéine, non pas une véritable combinaison chimique, mais plutôt une association physique. Au fond ces termes n'ont pas grand sens lorsqu'il s'agit de colloïdes. Le degré d'acidophilie, la stabilité et la forme de la granulation, pourraient dépendre des proportions des composants et de la nature de l'un surtout d'entre eux.

Dans ces considérations il y a bien des hypothèses : du moins n'y en a-t-il pas plus que dans la théorie hémoglobique des granulations α . Le principal titre de celle-ci, au dire de WEIDENREICH lui-même, n'est-il pas d'être jusqu'ici la seule théorie proposée ?

Mes observations sur les rhabdites et les érythrophiles m'ont conduit à leur attribuer, sauf adaptations secondaires, une fonction de réserves. Ce sont les résultats mêmes auxquels ont été conduits divers auteurs pour les granulations éosinophiles. CAULLERY et MESNIL (1898), chez *Dodecaceria concharum* Oerst., observent l'augmentation du nombre des éosinophiles jusque vers le moment de la maturité sexuelle, puis leur diminution brusque. BLUMENTHAL (1904), à la suite d'expériences sur le Lapin, la Souris, le Cobaye, la Grenouille, regarde les éosinophiles comme des éléments de réserve. STEPHAN (1906) a fait des remarques analogues sur le Protoptère en hibernage. KOLLMANN (1908) a montré, chez *Carcinus moenas* Penn. notamment, que la proportion des leucocytes granuleux augmentait avec la taille jusqu'à une certaine limite, due sans doute au développement des organes reproducteurs, et atteinte seulement chez les femelles ; en outre le jeûne, la mue, les lésions parasitaires abaissent dans des proportions énormes le nombre des leucocytes granuleux. Le jeûne agit de même sur les

Armadillo, et sans doute sur les Unios et les Anodôntes. KOLLMANN signale en outre que les granuleux, abondants chez la larve d'*Aeschna*, disparaissent chez l'adulte. LIST (1902), chez les Mytilides, regardait déjà les *Rundzellen* du manteau, formes spécialisées des leucocytes acidophiles (1), comme des éléments à réserves, qui servent à l'élaboration des produits génitaux.

De toutes ces données il semble bien résulter que les granulations oxyphiles, comme les rhabdites et les corps érythrophiles, sont, généralement du moins, des réserves de nucléoprotéides, utilisées normalement lors du développement génital, chez la femelle surtout, et qui peuvent être reprises aussi en cas de nutrition défavorable. L'observation de ces faits présente sans doute, en général, des difficultés que STEPHAN a déjà rencontrées chez le Protoptère : l'un et l'autre phénomènes sont d'ailleurs, on le sait, difficiles à saisir cytologiquement; pour que l'observation soit fructueuse elle doit porter sur des cas extrêmes de destruction.

Résultats généraux

Les résultats les plus généraux de cette étude (2) peuvent être résumés de la façon suivante.

1. Les *Rundzellen*, que j'ai eu l'occasion d'observer chez *Mytilus galloprovincialis* Lam, m'ont paru très analogues à mes cellules érythrophiles de Turbellariés.

2. Il ne s'agit ici que des résultats qui intéressent l'histologie comparée. Les autres ont été donnés au cours du travail. Je rappellerai notamment :

P. 37, les conclusions de la première partie, sur la structure générale du parenchyme des Plathelminthes;

P. 44, les résultats relatifs aux relations entre les cellules fixes et la substance fondamentale;

P. 68, les résultats relatifs aux relations entre les cellules fixes et les cellules libres, et à la valeur des *Stammzellen* des Turbellariés.

Ces questions sont celles qui, dans les travaux spéciaux, ont été le plus souvent agitées.

1° Le mésenchyme embryonnaire, tel qu'il existe chez les Vertébrés, se retrouve avec tous ses caractères chez les Plathelminthes, quel que soit leur mode de développement embryologique; parfois il se conserve sans grandes modifications jusque chez l'adulte; parfois il se spécialise, au contraire, dans des directions variées, dont on peut trouver les analogues chez les Vertébrés, mais qui ne paraissent jamais être celle du tissu conjonctif lâche (pp. 117-121).

2° On trouve chez les Plathelminthes des hémoblastes pleinement comparables à ceux des embryons de Vertébrés, et comme eux rigoureusement équivalents aux cellules du mésenchyme indifférencié (pp. 122-124); l'existence de l'hémoblaste est donc indépendante de celle des vaisseaux sanguins; le haut degré d'indifférenciation de cette cellule ressort, et de son identité fréquente ou au moins de sa parenté étroite avec les cellules génitales (p. 61), et de son identité avec les blastomères des Tricladés (p. 47). Ces constatations permettent d'affirmer que dans aucun groupe une étude du sang ne peut se suffire à elle-même, et qu'il est indispensable d'étudier en même temps, non pas seulement les localisations lymphoïdes, mais au moins le tissu conjonctif.

3° Chez certains Plathelminthes (Turbellariés, Cestodes), on observe des lymphocytes analogues à ceux des Vertébrés (p. 124); l'existence du lymphocyte, elle aussi, est donc indépendante de celle des vaisseaux sanguins.

4° Ces analogies sont les seules qui aillent, semble-t-il, jusqu'à l'identité; elles marquent la valeur fondamentale et le caractère originel de ces trois formes cellulaires.

5° Il existe chez certains Plathelminthes (Turbellariés)

d'autres leucocytes hyalins, qui ne sont rigoureusement superposables à aucune forme des Vertébrés (p. 125). Cette remarque peut faire douter de l'identité des cellules confondues dans les divers groupes animaux sous le nom de grands mononucléaires.

6° Il existe chez certains Plathelminthes (au moins Turbellariés) des granulations (p. 129) dont la composition chimique semble étroitement comparable à celle des granulations oxyphiles d'EHRLICH; mais les cellules qui les renferment n'ont pas les caractères de leucocytes, encore moins ceux de leucocytes granuleux. Chez les Turbellariés ceux-ci ne paraissent exister, s'ils existent, que de façon tout à fait éphémère (p. 136).

7° Il existe chez certains Plathelminthes (certains Turbellariés, Némertiens et Trématodes) des cellules vésiculeuses de soutien, de types différents (p. 127); ce rôle mécanique seul leur est commun avec certaines cellules de Vertébrés; elles paraissent plus directement comparables à certains éléments des Mollusques, animaux dont le conjonctif se rapproche d'ailleurs beaucoup du parenchyme des Plathelminthes (pp. 121 et 128).

8° Dans ces trois derniers cas on ne peut poursuivre les analogies qu'en substituant, dans l'hypothèse de travail qui nous a guidé, à l'entité cellule l'entité fonction, et en les séparant nettement l'une de l'autre: les fonctions peuvent être groupées de façon différente dans divers groupes éloignés.

9° On retrouve ainsi, par exemple:

une fonction phagocytaire, remplie, comme chez les Vertébrés, par les divers types leucocytaires des Plathelminthes, ou du moins des Turbellariés (p. 57);

une fonction peroxydasique, dévolue chez les Vertébrés

aux leucocytes granuleux seuls, et assumée au contraire chez les Turbellariés par certains leucocytes hyalins (p. 50);

une fonction nucléoprotéidique, celle des leucocytes éosinophiles, et sans doute amphophiles, qui, chez les Turbellariés au moins, est reprise par des éléments non leucocytaires (pp. 76, 80);

une fonction d'accumulation de réserves grasses, que remplit surtout le tissu adipeux des Vertébrés, et qui chez les Turbellariés et les Cestodes est remplie par le liquide intercellulaire (p. 107);

une fonction de réserve glycogénique, surtout hépatique chez les Vertébrés, intestinale chez les Turbellariés, parenchymateuse chez certains Trématodes (p. 108);

une fonction de soutien, assumée dans les divers groupes par des éléments variés (p. 127);

une fonction de transport de l'oxygène, remplie par les hématies chez les Vertébrés et les Némertiens, par de l'hémoglobine dissoute dans la lymphe chez *Derostoma* et *Syndesmis*, par une lymphe sans pigment, ou pourvue d'un autre pigment respiratoire, chez d'autres Plathelminthes oxybiotiques (p. 99).

10° Même avec cette correction, les comparaisons ne peuvent se suivre jusqu'au bout. Ces fonctions elles-mêmes ne sont pas toutes générales parmi les Plathelminthes, et à plus forte raison des Plathelminthes aux autres embranchements : les Cestodes n'ont pas de fonction éosinophile; les Turbellariés font surtout des réserves grasses, tandis que les Vers parasites accumulent aussi ou exclusivement du glycogène; certains Trématodes, à vie anaérobie, sont seuls à transformer le glycogène en graisse et à excréter celle-ci (p. 74). Ici, ce ne sont

plus les procédés morphologiques seuls qui diffèrent : la nature du métabolisme même est affectée, et il n'y a plus de commune mesure entre les divers caractères cytologiques correspondants.

Ceux-ci sont les plus hautement adaptatifs, et leur variété ne peut, semble-t-il, relever que d'une seule explication d'ensemble : les conditions d'existence posées par la vie sont étroites, en ce sens qu'une infinité de systèmes sont exclus comme incompatibles avec elles ; mais elles sont larges, en ce sens qu'une infinité d'autres systèmes sont possibles ; la détermination complète de chacun d'eux, dans chaque cas particulier, si elle est un but désirable, semble d'ailleurs actuellement inaccessible.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALAGNA. Sulla presenza di formazioni mitochondriali negli elementi costitutivi delle tonsille palatine normali, ipertrofiche, e delle vegetazioni adenoidi. *Arch. f. Zellforsch.*, t. VII, 1912.
- ANGLAS et DE RIBEAUCOURT. Etude anatomique et histologique du *Distomum lanceolatum*. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 8^e série, t. XV, 1902.
- ARNOLD (G.). Intracellular and general digestive processes in *Planariæ*. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, t. LIV, 1909.
- ARNOLD (J.). Zur Morphologie und Biologie der Zellen des Knochenmarks. *Virch. Arch.*, t. CXL, 1895.
- Siderophere Zellen und die « Granulalehre ». *Anat. Anz.*, t. XVII, 1900.
 - Die Rolle der Zellgranula bei der hämatogenen Pigmentierung, nebst Bemerkungen über entzündliche Zellformen. *Virch. Arch.*, t. CXC, 1907.
 - Das Plasma der somatischen Zellen im Lichte der Plastosomen-Granulalehre und der Mitochondrienforschung. *Anat. Anz.*, t. XLIII, 1913.
- ASKANAZY. Der Ursprung und die Schicksale der farblosen Blutzellen. *Münch. Med. Wochenschr.*, nos 44, 45, 1904.
- AUNAP. Ueber die Chondriosomen der Gonocyten bei Knochenfischen. *Anat. Anz.*, t. XLIV, 1913.
- BARFURTH. Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glycogen. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXV, 1885.
- BARKER. On the presence of iron in the granules of the eosinophile-leucocytes. *John Hopkins Hosp. Bull.*, t. V, 1894.
- BEAUCHAMP (DE). Recherches sur les Rotifères. *Arch. Zool. Expér. Gén.*, 4^e série, t. X, 1909.
- Sur une nouvelle espèce de *Catenula* (Turbellariés Rhabdocèles) et sur l'anatomie de ce genre. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. XLIV, 1919.

- BECKTON. On granules in plasma cells and lymphocytes. *Journ. of Pathol. and Bacter.*, t. XIII, 1909.
- BENDA. Discussion avec WEIDENREICH. *Verh. Anat. Ges.*, 1908.
- BERNINGER. Ueber die Einwirkung des Hungers auf Planarien. *Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. u. Physiol.*, t. XXX, 1911.
- BILLET. Sur les corpuscules paranucléaires des hématies de la Tarente d'Algérie. *C. R. Soc. Biol.*, 1904.
- BLOCH. Materialien zur Histologie und Cytologie der Süßwassertricladien (*Dendrocoelum lacteum* Müll.). *Bull. Intern. Acad. Sc. Cracovie. Math. Nat.*, série B., 1913.
- BLUMBERG. Ueber den Bau des *Amphistoma conicum*. *Diss. Dorpat*, 1871.
- BLUMENTHAL. Étude expérimentale des modifications fonctionnelles des organes hématopoïétiques. *Arch. di Fisiol.*, t. II, 1904.
- BOGDANOFF. Ueber das Vorkommen und die Bedeutung der eosinophilen Granulationen. *Biol. Centralbl.*, t. XVIII, 1895.
- BÖHMIG. Untersuchungen über rhabdocoele Turbellarien. I. Das Genus *Graffilla* v. Ihering. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XLIII, 1886.
- Untersuchungen über rhabdocoele Turbellarien. II. Plagios-tominen und Cylindrostominen. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LI, 1890.
 - Die Turbellaria-Acoela der Plankton-Expedition. *Ergebn. der Plankton-Exped.* II, 1895.
 - Tricladestudien. I. *Tricladida maricola*. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LXXXI, 1906.
- BRAUN. Trematodes. *Bronn's Klassen und Ordn. des Thierreichs*, IV, 1879-93.
- BREMER. Ueber das Paraneulearkörperchen der gekerntten Erythrocyten, nebst Bemerkungen über den Bau der Erythrocyten im allgemeinen. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XLV, 1895.
- BRESSLAU. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. I. Entwicklung der Rhabdocoelen und Alloiocoelen. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LXXVI, 1904.
- Der Polarisationsapparat im Dienste zoologischer Untersuchungen. *Zeitsch. f. Biol. Technik u. Methodik*, t. I, 1908.
 - Die Entwicklung der Acoelen. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* XIX, 1909.
- BROCK. Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XXXIX, 1883.

- BRYCE. The histology of the blood of the larva of *Lepidosiren paradoxa*. II. Hämatogenesis. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, t. XLII, 1905.
- BÜRGER. Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen, nebst Beiträgen zur Systematik. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. L, 1890.
- Die Nemertinen des Golfs von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, t. XXII, 1895.
 - Nemertini (Schnurwürmer). *Bronn's Klassen u. Ordn. des Thierreichs*, 1897-1907.
- BURIAN. Die Exkretion. *Winterstein : Handbuch der vergleichenden Physiologie*, 1913.
- BURNETT. A study of the blood of normal guinea pigs. *Journ. of Med. Research*, t. XI, 1904.
- BURR. Zur Fortpflanzungsgeschichte der Süsswassertricladien. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.*, t. XXXIII, 1912.
- BÜTTEL-REEPEN (VON). Zur Kenntnis der Gruppe des *Distomum clavatum*, insbesondere des *Dist. ampullaceum* und des *Dist. siemersi*. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.*, t. XVII, 1902.
- BUTTERFIELD, HEINECKE et MEYER. Ueber das Vorkommen der Altmannschen Granulationen in den weissen Blutzellen. *Fol. haematol.*, t. VIII, 1909.
- CAULLERY et MESNIL. Les formes épiques et l'évolution des Cirratulien. *Ann. Univ. Lyon*, fasc. XXXIX, 1898.
- Recherches sur les *Fecampia* Giard, Turbellariés rhabdocoeles parasites internes des Crustacés. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, t. XIII, fasc. IV, 1903.
- CHATIN. Sur l'anatomie de la Bilharzie. *C. R. Acad. Sc.*, t. CIV, 1887.
- Contribution à l'étude de la cellule conjonctive chez les Mollusques Gastéropodes. *C. R. Acad. Sc.*, t. CXIX, 1894.
 - Evolution et structure des éléments conjonctifs chez la Paludine. *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXVI, 1898.
- CHICHKOFF. Recherches sur les Dendrocèles d'eau douce. *Arch. de Biol.*, t. XII, 1892.
- CHILD. A comparative study of carbon dioxide production during starvation in *Planaria*. *Amer. Journ. Physiol.*, t. XLVIII, 1919.
- CHUN. Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, t. I, 1880.

- CIACCIO. Sui mitochondri degli elementi linfoidi e mieloidi. *Pathologica*, t. III, 1911.
- CUÉNOT. Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. *Arch. Zool. Expér. Gén.*, 2^e série, t. IX, 1891.
- Commensaux et parasites des Echinodermes (2^e note). *Rev. Biol. du Nord de la France*, t. V, 1892.
 - Etudes physiologiques sur les Oligochètes. *Arch. de Biol.*, t. XV, 1898.
- CURTIS. The life history, the normal fission and the reproductive organs of *Planaria maculata*. *Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist.*, t. XXX, 1901.
- DANTSCHAKOFF. Untersuchungen über die Entwicklung von Blut und Bindegewebe bei Vögeln. Das lockere Bindegewebe des Hühnchens im foetalen Leben. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. LXXIII, 1908.
- Ueber die Entwicklung des Knochenmarks bei den Vögeln und über dessen Veränderungen bei Blutentziehungen und Ernährungsstörungen. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. LXXIV, 1909.
 - Ueber die Entwicklung des Blutes in den Blutbildungsorganen (....) bei *Tropidonotus natrix*. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. LXXXVII, 1916.
 - Equivalence of different hematopoietic anlagen (by method of stimulation of their stem-cells). I. Spleen. *Amer. Journ. Anat.*, t. XX, 1916.
 - Equivalence of different hematopoietic anlagen (by method of stimulating of their stem-cells). II. Grafts of adult spleen on the allantois and response of the allantoic tissues. *Amer. Journ. Anat.*, t. XXIV, 1918.
- DELAGE. Etudes histologiques sur les Planaires rhabdocèles acèles. *Arch. Zool. Expér. Gén.*, 2^e série, t. IV, 1886.
- DOMINICI. Etudes sur le tissu conjonctif et les organes hématopoïétiques des Mammifères. *Arch. Anat. microsc.*, t. XVII, 1921.
- DORLER. Neue und wenig bekannte rhabdocoele Turbellarien. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LXVIII, 1900.
- DOWNEY. The lymphatic tissue in the kidney of *Polyodon spatula*. *Fol. haematol.*, t. VIII, 1909.
- DRZEWINA. Contribution à l'étude du tissu lymphoïde des Ichthyopsidés. *Arch. Zool. Expér. Gén.*, 4^e série, t. III, 1905.

- Contribution à l'étude des leucocytes granuleux du sang des Poissons. *Arch. Anat. micr.*, t. XIII, 1911.
- DUBREUIL et FAVRE. Chondriome des Plasmazellen. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXVII, 1914.
- DUBOSCO. Recherches sur les Chilopodes. *Arch. Zool. Expér. Gén.*, 3^e série, t. VI, 1899.
- DUESBERG. Plastosomen. Apparato reticulato interno, und Chromidialapparat. *Ergebn. der Anat. u. Entwicklungsgesch.*, t. XX, 1911.
- EISIG. Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, t. XVI, 1887.
- EHRlich (et ses élèves). Farbenanalytische Untersuchungen zur Histologie und Klinik des Blutes. Berlin, 1891.
- EVANS. The practical significance of the oxydase reaction as applied to blood cells. *Proc. of the New-York path. Soc.*, 1915.
- FISSINGER et Roudowska. Reactions microchimiques des leucocytes avec la benzidine. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIII, 1912.
- FIORIO. Ricerche sulla relazioni morfologiche fra leucociti, globuli rossi e cellule del connettivo. *Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.*, t. XXIX, 1912.
- FISCHER. Ueber den Bau von Opisthotrema cochleare n. gen. n. sp., ein Beitrag zur Kenntnis der Trematoden. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XL, 1884.
- FLEMING. Ueber die Blutzellen der Acephalen. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XV, 1878.
- FORSTER. Beitrag zur Kenntnis der Bindesubstanzen bei Avertebraten. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XIV, 1877.
- FRANCOTTE. Note sur l'anatomie et l'histologie d'un Turbellarié rhabdocèle. *Bull. Acad. Roy. Belg.*, 3^e série, t. VI, 1883.
- FREDERICQ. Die Sekretion von Schutz- und Nutstoffen. *Winterstein: Handbuch der vergleichenden Physiologie*, 1910.
- FREIBERG. Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Blutkörperchen im Knochenmark. *Inaug.-Diss. Dorpat*, 1892.
- FRIEsch. Zur Anatomie der Bilharzia haematobia (Cobbold). *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXXI, 1888.
- FÜRTH (VON). Vergleichende Physiologie der niederen Tiere. Iéna, 1903.
- GARDINER. Early development of Polychoerus caudatus Mark. *Journ. of Morphol.*, t. XI, 1895.

- GELEI. Etudes sur l'histologie de *Dendrocoelum lacteum* Oerst. Budapest, 1912 (en hongrois; anal. dans *Centralblatt f. Zool.*, 1913).
- GEORGEVITCH. Etude sur le développement de la *Convoluta roscofensis* Graff. *Arch. Zool. Expér. Gén.*, 3^e série, t. VII, 1899.
- GOLDSCHMIDT. Eischale, Schalendrüse und Dotterzellen der Trematoden. *Zool. Anz.*, t. XXXIV, 1909.
- GOLDZIEHER. Ueber die Bedeutung und Entstehung der oxyphilen Zellgranulationen. *Frankf. Zeitsch. Pathol.*, t. X, 1912.
- GOLLASCH. Zur Kenntnis des asthmatischen Sputums. *Fortschr. d. Mediz.*, t. VII. (Cité par WEIDENREICH, 1911), 1889.
- GOLOWINSKY. Zur Kenntnis der Histogenese der Bindegewebsfibrillen. *Anat. Hefte*, t. XXXIII, 1907.
- GOODRICH. On the nephridia of Polychaeta. II. Glycera and Goniada. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, t. XLIII, 1898.
- GRAFF (VON). Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig, 1882.
- Die Organisation der Turbellaria Acoela. Leipzig, 1891.
 - Monographie der Turbellarien, II. Tricladida terricola. Leipzig, 1899.
 - Rhabdocoelida. *Bronns Klassen u. Ordn. des Thierreichs*, 1904-08.
 - Tricladida. *Bronns Klassen u. Ordn. des Thierreichs*, 1913.
- GRIESBACH. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Cestoden. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXII, 1883.
- GRIFFITH. Respiratory proteids. London, 1897.
- HABERSHON. Observations on the iodine-staining granules in some of the leucocytes of current blood, with special reference to their reputed function as carriers of glycogen or an allied substance. *Journ. of pathol. and bacter.*, t. XI, 1906.
- HALLEZ. Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Lille, 1879.
- Embryogénie des Dendrocèles d'eau douce. Lille, 1887.
 - Paravortex cardii, n. g. n. sp. *Arch. Zool. Expér. Gén.*, 4^e série, t. IX, 1909.
- HASWELL. On Temnocephale, an aberrant monogenetic Trematode. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, t. XXVIII, 1887.
- HEIN. Beiträge zur Kenntnis von *Amphilina foliacea*. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LXXVI, 1904.

- Zur Epithelfrage der Trematoden. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LXXVII, 1904.
- HENNEGUY. Recherches sur le mode de formation de l'œuf ectolé-
cithé du *Distomum hepaticum*. *Arch. Anat. Micr.*, t. IX, 1906.
- HERTWIG (R.). Ueber den Bau der Ctenophoren. *Jen. Zeitsch. f. Naturwiss.*, t. XIV, 1880.
- HESSE. Zur Kenntnis der Granula der Zellen des Knochenmarks, bez. der Leucocyten. *Virch. Arch.*, t. CLXVII, 1902.
- HOFFMANN. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung von *Distomum leptostomum* Olsson. *Zool. Jnrb. Abt. Syst.*, t. XII, 1899.
- HOFSTEN. Studien über Turbellarien aus dem Berner Oberland. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LXXXV, 1907.
- Eischale und Dotterzellen bei Turbellarien und Trematoden. *Zool. Anz.*, t. XXXIX, 1912.
- HOPPE-SEYLER. Ueber *Amphioxus* und Cephalopoden. *Zool. Anz.*, t. IV, 1881.
- HYMAN. Physiological studies on Planaria. I. Oxygen consumption in relation to feeding and starvation. *Amer. Journ. Physiol.*, t. XLIX, 1919.
- IHERING (VON). *Graffilla muricicola*, eine parasitische Rhabdocoele. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XXXIV, 1880.
- IJIMA. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Süsswasserendrocoelen. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XL, 1884.
- ISRAEL et PAPPENHEIM. Ueber die Entkernung der Säugetiererythrocyten. *Virch. Arch.*, t. CXLIII, 1896.
- JAGIC. Ueber die Granulationen der weissen Blutkörperchen. *Berl. klin. Wochenschr.*, 1909.
- JOLLY. Recherches expérimentales sur la division indirecte des globules rouges. *Arch. Anat. micr.*, t. VI, 1904.
- KABURAKI. On the terrestrial Planarians from the Islands of Mauritius and Rodrigues. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, t. LXV, 1920.
- KASARINOFF. Experimentelle Blutuntersuchungen bei Vögeln. *Fol. haematol.*, t. X, 1910.
- KEEBLE. The yellow-brown cells of *Convoluta paradoxa*. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, t. LII, 1908.
- KEEBLE et GAMBLE. The origin and nature of the green cells of *Convoluta roscofensis*. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, t. LI, 1907.
- KELLER. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süsswasserturbellarien. *Jen. Zeitsch. f. Naturwiss.*, t. XXVIII, 1894.

- KERBERT. Beiträge zur Kenntnis der Trematoden. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XIX, 1881.
- KIESSLING. Ueber den Bau von Schistocephalus dimorphus und Ligula simplicissima. *Arch. f. Naturgesch.*, t. XLVIII, 1882.
- KNOLL. Ueber die Blutkörperchen bei wirbellosen Tieren. *Sitzber. d. kais. Akad. Wien*, t. CII, Abt. III, 1893.
- KOLLMANN (J.). Die Bindesubstanz der Acephalen. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XIII, 1877.
- KOLLMANN (M.). Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 9^e série, t. VIII, 1908.
— Observations sur les leucocytes granuleux des Sauropsidés. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 9^e série, t. XV, 1912.
- KOROTNEFF. Mitochondrien, Chondriomiten und Faserepithel der Tricladen. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. LXXIV, 1909.
- KRAEMER. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Cestoden der Süßwasserfische. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LIII, 1892.
- KRSMANOVIC. Beiträge zur Anatomie der Landplanarien. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LXV, 1898.
- LAGUESSE. Recherches sur le développement de la rate chez les Poissons. *Journ. Anat. Physiol.*, t. XXVI, 1890.
— Fibres collagènes, fibres grillagées et fibres de fibroglie. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXIII, 1920.
- LAKER. Beobachtungen an den geformten Bestandteilen des Blutes. *Sitzber. d. kais. Akad. Wiss. Wien*, t. XCIII, Abt. III, 1886.
- LANG (A.). Die Polycladen des Golfes von Neapel. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, t. XI, 1884.
- LANG (P.). Ueber Regeneration bei Planarien. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. LXXIX, 1912.
- LANINE. Des globules blancs éosinophiles dans le sang des Poissons d'eau douce. *Arch. de Biol.*, t. XXVII, 1912.
- LAVERAN. Pseudo-hématozoaires endoglobulaires. *C. R. Soc. Biol.*, 1903.
- LEHNERT. Beobachtungen an Landplanarien. *Arch. f. Naturgesch.*, t. LVII, 1891.
- LETJENYI. Ueber den Bau des Gasterodiscus polymastos Leuck. *Inaug.-Diss. Frankfurt a./M.*, 1881.
- LEUCKART. Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Leipzig et Heidelberg, 1863.
— Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 2^e éd. Leipzig et Heidelberg, 1879-86.

- LEVADITI. Le leucocyte et ses granulations, *Coll. Scientia. Série biol.* N° 15-16, 1902.
- LINSTOW (VON). Beitrag zur Anatomie von Phylline Hendorffii. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXXIII, 1889.
- Beitrag zur Kenntnis der Vogeltaenien, nebst Bemerkungen über neue und bekannte Helminthen. *Arch. f. Naturgesch.*, t. LVI, 1890.
- LIPPITSCH. Beiträge zur Anatomie von Derostoma unipunctatum Oe. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XLIX, 1890.
- LIST. Die Mytiliden. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, t. XXVII, 1902.
- LLOYD. The influence of osmotic pressure upon the regeneration of Gunda ulvae. *Proc. of the Roy. Soc.*, Série B, 1914.
- LOEB. Studies on cell granula and amoeboid movements of the blood cells of Limulus. *Univ. Pennsylvania Med. Bull.*, 1905.
- LOEWENTHAL. Contribution à l'étude des globules blancs du sang éosinophiles chez les animaux Vertébrés. *Journ. Anat. Physiol.*, t. XLV, 1909.
- LÖHNER. Untersuchungen über Polyocheirus caudatus Mark. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XCV, 1910.
- LÖHNER et MICOLETZKY. Ueber zwei neue pelagische Acoelen des Golfes von Triest. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XCVIII, 1911.
- LÖNNBERG. Ueber eine eigentümliche Tetrarhynchiden-Larve. *Bihang till K. Svenska Vet. Akad. Handlingar*, t. XV, 1889.
- Anatomische Studien über skandinavische Cestoden. *Kgl. Svenska Vet. Akad. Handlingar*, t. XXIV, 1891.
- LOOSS. Beiträge zur Kenntnis der Trematoden. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XLI, 1885.
- Zur Anatomie und Histologie der Bilharzia haematobia (Cobbold). *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XLVI, 1895.
- LORENZ. Ueber die Organisation der Gattungen Axine und Microcotyle. *Arbeit. d. Zool. Inst. Wien*, t. I, 1878.
- LÖWIT. Ueber Neubildung und Beschaffenheit der weissen Blutkörperchen. *Ziegler's Beitr.*, t. X, 1891.
- LUTHER. Die Eumesostominen. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LXXVII, 1904.
- MACÉ. Recherches sur la grande Douve du foie, Distoma hepaticum Leuck. *Thèse de Nancy*, 1882.
- MALACQUIN. Recherches sur les Syllidiens. Lille, 1893.
- MARINO. Sur la non-existence des neutrophiles d'Ehrlich dans le sang de l'Homme et du Singe. *Ann. Inst. Past.*, t. XVII, 1903.

- MARQUIS. Das Knochenmark der Amphibien in den verschiedenen Jahreszeiten. *Inaug.-Diss. Dorpat*, 1892.
- MATARE. Ueber eine neue Tetracotyle im Hirn von *Phoxinus laevis*. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XCIV, 1910.
- MATTIESSEN. Ein Beitrag zur Embryologie der Süsswasserdendrocölen. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LXXVII, 1904.
- MAXIMOW. Ueber die Zellformen des lockeren Bindegewebes. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. LXVII, 1906.
- Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. I. Die frühesten Entwicklungsstadien der Blut- und Bindegewebszellen beim Säugetierembryo bis zum Anfang der Blutbildung in der Leber. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. LXXIII, 1909.
- METCHNIKOFF. Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation. Paris, 1892.
- L'immunité dans les maladies infectieuses. Paris, 1901.
- MEVES. Kritische Bemerkungen über den Bau der roten Blutkörperchen der Amphibien. *Anat. Anz.*, t. XXVI, 1905.
- Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. LXXII, 1908.
- Zur Eimigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasma. Beobachtungen an weissen Blutzellen. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. LXXV, 1910.
- MICOLETZKY. Zur Kenntnis des Nerven und Excretionssystems einiger Süsswassertricliden, nebst anderen Beiträgen zur Anatomie von *Planaria alpina*. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LXXXVIII, 1907.
- MIDELBURG. Zur Kenntnis der Monocelididae. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LXXXIX, 1908.
- MINOT. Studien an Turbellarien. Beiträge zur Kenntnis der Plathelminthen. *Arb. Würzburg*, t. III, 1877.
- MONIEZ. Mémoire sur les Cestodes. *Trav. de l'Inst. Zool. de Lille*, t. III, 1881.
- MONTGOMERY. On the connective tissues and body cavities of the Nemerteans, with notes on classification. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, t. X, 1897.
- MOSELEY. On the anatomy and histology of the Landplanarians of Ceylon... *Philos. Trans. Roy. Soc.*, 1874.
- MRÁZEK. Ueber die Organisationsverhältnisse der *Catenula lemnae* Dug. *Sitzber. d. böhm. Ges. d. Wiss.*, Prag, 1906.

- NEUMANN. Hämatologische Studien. *Virch. Arch.*, t. CXLIII, 1896.
- NICKERSON. On Stichocotyle nephropis Cunningham, a parasite of the American Lobster. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, t. VIII, 1895.
- NUSSBAUM et OXNER. Studien über die Regeneration der Nemertinen. I. Regeneration des Lineus ruber Müll. *Arch. f. Entwicklungsmech.*, t. XXX, 1910.
- Die Bildung des ganzen neuen Darmkanals aus Wanderzellen mesodermaler Ursprungs bei der Kopfrestitution des Lineus lacteus. *Zool. Anz.*, t. XXXVII, 1911.
 - Weitere Studien über die Regeneration der Nemertinen. I. Regeneration bei Lineus ruber Müll. *Arch. f. Entwicklungsmech.*, t. XXXII, 1911.
 - Studien über die Wirkung des Hungerns auf den Organismus der Nemertinen. I. *Arch. f. Entwicklungsmech.*, t. XXXIV, 1912.
 - Fortgesetzte Studien über die Regeneration der Nemertinen. II. Regeneration des Lineus lacteus Rathke. *Arch. f. Entwicklungsmech.*, t. XXXV, 1913.
- ODHNER. Sanguinicola M. Plehn, ein digenetischer Trematode. *Zool. Anz.*, t. XXXVIII, 1911.
- ORTNER-SCHÖNBACH. Zur Morphologie des Glykogens bei Trematoden und Cestoden. *Arch. f. Zellforsch.*, t. XI, 1913.
- OTT. A study of Stenostoma leucops O. Sch. *Journ. of Morphol.*, t. VII, 1892.
- PACHINGER. Neuere Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Trematoden. *Orv. Term. Tud. Ertesito Kolozsvár*, t. I, 1888. Anal. dans : *Zool. Jahresber.*, 1888.
- PANETH. Beiträge zur Histiologie der Pteropoden und Heteropoden. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXIV, 1885.
- PAPPENHEIM. Ueber die Entwicklung und Ausbildung der Erythroblasten. *Virch. Arch.*, t. CXLV, 1896.
- Vergleichende Untersuchungen über die elementare Zusammensetzung des roten Knochenmarks einiger Säugetiere. *Virch. Arch.*, t. CLVII, 1889.
 - Ueber die Deutung und Bedeutung einkerniger Leukocytenformen in entzündlichen Zellanhäufungen mit besonderer Rücksicht auf die lokale Eosinophilie. *Fol. haematol.*, t. VIII, 1909.
- PAPPENHEIM et FERRATA. Ueber die verschiedenen lymphoiden Zellformen des normalen und pathologischen Blutes. *Fol. haematol.*, t. X, 1910.

- PEASLEE. Studies on Phagocata gracilis. *Univ. Stud. Cincinnati*, t. VI, 1910.
- PEREYASLAWZEWA. Monographie des Turbellariés de la Mer Noire. Odessa, 1892.
- PETRY. Zur Chemie der Zellgranula. Ueber die Eigenschaften der eosinophilen Leucocytengranula. *Wien. Klin. Wochenschr.*, 1908.
- Zur Kenntnis der Zellgranula. *Biochem. Zeitsch.*, t. XXXVIII, 1912.
- PINTNER. Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers. *Arb. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien.*, t. III, 1881.
- PLEHN. Sanguinicola armata und inermis. *Zool. Anz.*, t. XXIX, 1906.
- Ein monozoischer Cestode als Blutparasit (Sanguinicola armata und inermis Plehn). *Zool. Anz.*, t. XXXIII, 1908.
- POIRIER. Contributions à l'histoire des Trématodes. *Arch. Zool. Expér. Gén.*, 2^e série, t. III, 1885.
- PRATT. A contribution to the life-history and anatomy of the Appendiculate-Distomes. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, t. XI, 1898.
- PRENANT (M.) Recherches sur les rhabdites des Turbellariés. *Arch. Zool. Expér. Gén.*, t. LVII, 1919.
- PRENANT, BOUIN et MAILLARD. Traité d'histologie. Paris, 1904.
- PRZEWOSKY Ueber die lokale Eosinophilie beim Krebs, nebst Bemerkungen über die eosinophilen Zellen im allgemeinen. *Centralbl. f. Allg. Pathol. u. Pathol. Anat.*, t. VII, 1896.
- RAWITZ. Ueber die Blutkörperchen einiger Fische. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. LIV, 1899.
- RINFLEISCH. Experimentalstudien über die Histologie des Blutes, 1863.
- ROBOZ (VON). Beiträge zur Kenntnis der Cestoden. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XXXVII, 1882.
- ROEWER. Beiträge zur Histogenese von Cercariaeum helicis. *Jen. Zeitsch. f. Naturwiss.*, t. XLI, 1906.
- ROMEIS. Beobachtungen über die Plastosomen von Ascaris megalocephala während der Embryonalentwicklung unter besonderer Berücksichtigung ihres Verhaltens in den Stamm- und Urgeschlechtszellen. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. LXXXI, 1913.
- ROSSLER. Ueber den feineren Bau der Cysticerken. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, t. XVI, 1902.
- RUBASCHKIN. Chondriosomen und Differenzierungsprozesse bei Säugetierembryonen. *Anat. Hefte*, t. XLI, 1910.

- RUSO. Sulla morphologia del Syndesmis echinorum Francois. *Ricerche Labor. Anat. Roma*, t. V, 1895.
- SABRAZÈS et MURATET. Observations sur le sang de la Torpille (*Torpedo marmorata* Risso). *Fol. haemat.*, t. VI, 1908.
- SABUSSOW. Turbellarienstudien. I. Ueber den Bau der männlichen Geschlechtsorgane von *Stenostoma leucops* O. Schn. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, t. X, 1897.
- *Haplodiscus* Ussowii, eine neue Acoele aus dem Golfe von Neapel. *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, t. XII, 1897.
 - Ueber den Körperbau von *Planaria wytegrensis* n. sp. aus der Umgegend des Onegasees. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, t. XXIII, 1907.
- SACHAROFF. Ueber die Entstehung der eosinophilen Granulationen des Blutes. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XLV, 1895.
- SALENSKY. Beiträge zur Anatomie des *Haplodiscus*. *Bull. Acad. Sc. Petersbourg*, t. I, 1907.
- SAMASSA. Zur Histologie der Ctenophoren. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XL, 1892.
- SCARPATETTI. Ueber die eosinophile Zellen des Kaninchenknochenmarkes. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXXVIII, 1891.
- SCHAEFFER. Ueber das vesikulöse Stützgewebe. *Anat. Anz.*, t. XXIII, 1903.
- Discussion avec WEIDENREICH (1908). *Verh. Anat. Ges.*, 1908.
 - Ueber den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XCVII, 1911.
- SCHAUINSLAND. Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden. *Jen. Zeitsch. f. Naturwiss.*, t. XVI, 1883.
- SCHIEFFERDECKER. Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues der Taenien. *Jen. Zeitsch. f. Naturwiss.*, t. VIII, 1874.
- SCHMIDT (Al.). Ueber die Beziehungen des Faserstoffes zu den farblosen und den roten Blutkörperchen und über die Entstehung der letzteren. *Arch. f. d. ges. Phys.*, t. IX, 1874.
- SCHMIDT (F.). *Graffilla Brauni* n. sp. *Arch. f. Naturgesch.*, t. LII, 1886.
- Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane einiger Cestoden. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XLVI, 1888.
- SCHNEIDER (A.). Untersuchungen über Plathelminthen. 14. *Ber. der Oberhess. Ges. f. Natur.-und Heilkunde*, 1873.
- Ueber die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. *Zool. Anz.*, t. III, 1880.

- SCHNEIDER (C.). Vergleichende Histologie der Tiere. Jena, 1904.
- SCHRIDDE. Die Körnelungen der Lymphocyten des Blutes. *Münch. med. Wochenschr.*, 1905.
- SCHULTZ. Aus dem Gebiete der Regeneration II. Ueber Regeneration der Turbellarien *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LXXII, 1902.
- Ueber Reduktionen. I. Ueber Hungererscheinungen bei Planaria lactea. *Arch. f. Entwicklungsmech.*, t. XVIII, 1904.
- SCHULTZE. Die Oxydasereaktion an Gewebsschnitten und ihre Bedeutung für die Pathologie. *Ziegler's Beitr. path. Anat. u. allg. Path.*, t. XLV, 1909.
- Ueber die Oxydasereaktion der Speichel- und Tränendrüsen. *Verh. der deutsch. path. Ges.*, 1909.
- Zur Differentialdiagnose der Leukämien. *Münch. med. Wochenschr.*, 1909.
- SCHÜTZ. Paralineus elisabethae n. g. et sp. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. CII, 1912.
- SCHWARZE (G.). Ueber eosinophile Zellen. *Inaug.-Diss. Berlin*, 1880.
- SCHWARZE (W.). Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XLIII, 1885.
- SEIDL. Beiträge zur Kenntnis centralasiatischer Tricladen. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XCVIII, 1911.
- SEMMER. Ueber die Faserstoffbildung im Amphibien- und Vogelblut und die Entstehung der roten Blutkörperchen der Säugetiere. *Inaug.-Diss. Dorpat*, 1874.
- SHERINGTON. Note on some changes in the blood of the general circulation consequent upon certain inflammations of acute and local character. *Proc. Roy. Soc. London*, t. LV, 1904.
- SIAWCILLO. Sur les cellules éosinophiles. *Ann. Inst. Past.*, t. IX, 1895.
- SIEBOLD (VON). Ueber die Dotterkugeln der Planarien. *Monatsber. d. Berl. Akad.*, 1841.
- SIEDLECKI. Quelques observations sur le rôle des amibocytes dans le cœlome d'une Annélide. *Ann. Inst. Past.*, t. XVII, 1903.
- SIMROTH. Mollusca. *Bronns Klassen und Ordn. des Tierreichs*, 1909.
- SIXTEN BOCK. Studien über Polycladen. *Zool. Bidrag fran Uppsala*, t. II, 1913.
- SOMMER. Zur Anatomie des Leberegels Distomum hepaticum L. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XXXIV, 1880.

- SOMMER et LANDOIS. Ueber den Bau der geschlechtsreifen Glieder von *Bothriocephalus latus* Bremser. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XXII, 1872.
- SPAETLICH. Untersuchungen über Tetrabothrien. Ein Beitrag zur Kenntnis des Cestodenkörpers. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, t. XXVIII, 1909.
- STAFFORD. Anatomical structure of *Aspidogaster conchicola*. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, t. IX, 1896.
- STEINMANN. Untersuchungen über das Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen. *Arch. f. Entwicklungsmech.*, t. XXV, 1908.
- Untersuchungen an neuen Tricladen. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XCIII, 1909.
- STEPHAN. Le fonctionnement des grandes cellules à granulations éosinophiles du tissu lymphoïde du Protoptère. *C. R. Soc. Biol.*, 1906.
- STEVENS. Notes on regeneration in *Planaria lugubris*. *Arch. f. Entwicklungsmech.*, t. XIII, 1901.
- STEVENS et BORING. Regeneration in *Polychærus caudatus*. *Journ. Exper. Zool.*, t. II, 1905.
- STIEDA. Ein Beitrag zur Anatomie des *Bothriocephalus latus*. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1864.
- Contribution à l'anatomie du *Bothriocephalus latus*. (Trad. du précédent: *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 5^e série, t. III, 1865).
- Beiträge zur Anatomie der Plattwürmer. I. Zur Anatomie des *Distomum hepaticum*. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1867.
- Ueber den Bau des *Polystomum integerrimum*. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1870.
- STOPPENBRINK. Der Einfluss herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LXXIX, 1905.
- STUDNICKA. Ueber einige Grundsubstanzgewebe. *Anat. Anz.*, t. XXXI, 1907.
- Das Mesenchym und das Mesostroma der Froschlarven und deren Produkte. *Anat. Anz.*, t. LX, 1911.
- TASCHENBERG. Beiträge zur Kenntnis ektoparasitischer marinen Trematoden. *Abhandl. d. naturf. Ges. zu Halle*, t. XIV, 1879.
- Weitere Beiträge zur Kenntnis ektoparasitischer marinen Trematoden. *Festschr. d. naturf. Ges. zu Halle*, 1879.

- TETTENHAMER. Ueber die Entstehung der acidophilen Leucocyten-granula aus degenerierender Kernsubstanz. *Anat. Anz.*, t. VIII, 1893.
- TSCHASCHIN. Ueber die Chondriosomen der Urgeschlechtszellen bei Vogelembrionen. *Anat. Anz.*, t. XXXVII, 1910.
- UDE. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Süßwassertricladen. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LXXXIX, 1908.
- VANDEL. Le développement de l'appareil copulateur des Planaires est sous la dépendance des glandes génitales. *C. R. Acad. Sc.*, t. CLXX, 1920.
- VAN DER STRICHT. Discussion avec WEIDENREICH (1908). *Verh. Anat. Ges.*, 1908.
- VEJDOWSKY. Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LX, 1895.
- VILLOT. Organisation et développement de quelques espèces de Trématodes endoparasites marins. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 6^e série, t. VIII, 1879.
- VOGT et YOUNG. Traité d'anatomie comparée. Paris, 1888.
- VOSS (VON). Die Bildung der Stäbchen bei *Mesostomum Ehrenbergii*. *Zool. Anz.*, t. XXXIX, 1912.
- WAGNER (VON). Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Microstoma*. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, t. IV, 1890.
- WAHL. Untersuchungen über den Bau der parasitischen Turbellarien aus der Familie der Dalyelliden (Vorticiden). I. Die Genera *Anoplodium*, *Graffilla* und *Paravortex*. *Sitzber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien*, t. CXV, 1906.
- WALLGREN. Zur Kenntnis der lymphoiden Zellen des Kaninchenblutes. *Fol. haematol.*, t. VIII, 1909.
- WALTER. Beiträge zur Anatomie einzelner Trematoden. *Arch. f. Naturgesch.*, t. XXIX, 1858.
- Untersuchungen über den Bau der Trematoden. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LVI, 1893.
- WEIDENREICH. Die roten Blutkörperchen. I. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklgesch.*, t. XIII, 1903.
- Die roten Blutkörperchen. II. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklgesch.*, t. XIV, 1904.
- Morphologische und experimentelle Untersuchungen über Entstehung und Bedeutung der eosinophilen Leucocyten. *Verh. Anat. Ges.*, 1908.
- Die Leucocyten und verwandte Zellformen. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklgesch.*, t. XIX, 1911.

- WEINLAND. Handbuch für Biochemie. Jena, 1910.
- WEISS. Beiträge zur histologischen und mikrochemischen Kenntnis des Blutes. *Mitteil. d. embr.-hist. Inst. Wien*, 1892.
- WELDON. Haplodiscus piger, a new pelagic organism from the Bahamas. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, t. XXIX, 1888.
- WESTER. Ueber die Verbreitung und Lokalisation des Chitins im Tierreiche. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.*, t. XXVIII, 1910.
- WILHELMI. Tricladen. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, t. XXXII, 1909.
- WILL. Anatomie von Caryophyllus mutabilis. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LVI, 1893.
- WINKLER. Der Nachweis von Oxydasen in den Leucocyten mittelst der Dimethyl-p-phenyldiamin- α -Naphtol-Reaktion. *Fol. haematol.*, t. IV, 1907.
- WRIGHT et MACALLUM. Sphyrana Osleri. *Journ. of Morphol.*, t. I, 1887.
- YOUNG. The histogenesis of Cysticercus pisiformis. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, t. XXVI, 1908.
- ZERNECKE. Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, t. IX, 1896.
- ZIEGLER. Bucephalus und Gasterostomum. *Zool. Anz.*, t. VI, 1883.
-

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

- FIG. 1, 2, 3. — *Dendrocoelum lacteum*. Cellules libres du type 2 (hémo-blastes). Empreinte fixée au sublimé alcoolique de Schaudinn, et colorée par la méthode panoptique de Pappenheim. $\times 1250$.
- FIG. 4, 5. — *Dendrocoelum lacteum*. Cellules libres du type 3. Mêmes fixation et coloration. $\times 1250$.
- FIG. 6. — *Dendrocoelum lacteum*. Cellule libre du type 1 (lymphocyte). Mêmes fixation et coloration. $\times 1250$.
- FIG. 7. — *Dendrocoelum lacteum*. Comme les fig. 1, 2, 3. Le noyau est divisé en deux caryosomes.
- FIG. 8. — *Dendrocoelum lacteum*. Cellule libre de type douteux. Mêmes fixation et coloration. $\times 1250$.
- FIG. 9. — *Dendrocoelum lacteum*. Cellule à rhabdites, montrant des rhabdites adultes et de jeunes rhabdites déjà oxyphiles. Mêmes fixation et coloration. $\times 1250$.
- FIG. 10. — *Stylostomum variable*. Cellule libre du type 2. Bouin. Coloration panoptique de Pappenheim. $\times 1000$.
- FIG. 11, 12, 13. — *Stylostomum variable*. Cellules libres du type 1 (lymphocytes). Mêmes fixation et coloration. $\times 1000$.
- FIG. 14 et 15. — *Dendrocoelum lacteum*. Cellules érythrophiles. Empreinte fixée au sublimé alcoolique de Schaudinn, colorée par la méthode panoptique de Pappenheim. $\times 700$.
- FIG. 16. — *Stylostomum variable*. Cellule basophile. Bouin. Coloration panoptique de Pappenheim. $\times 700$.
- FIG. 17. — *Stylostomum variable*. Cellule érythrophile. Bouin. Même coloration. $\times 700$.
- FIG. 18 et 19. — *Fasciola hepatica*. Cellules libres (cellules-souches). Bouin. Même coloration. $\times 1250$.
- FIG. 20. — *Dendrocoelum lacteum* à l'éclosion. Cellule éosinophile transitoire (leucocyte éosinophile). Empreinte. Sublimé alcoolique de Schaudinn. Même coloration. $\times 700$. (Comparer la figure 21).

- FIG. 21. — *Dendrocoelum lacteum* à l'éclosion. Cellule libre (cellule-souche). Empreinte. Mêmes fixation, coloration et grossissement que la précédente.
- FIG. 22, 23, 24, 25. — *Dendrocoelum lacteum*. Cellules libres du type 3. Développement progressif des peroxydases. Empreinte. Benzidine et eau oxygénée. $\times 1000$.
- FIG. 26. — *Lineus gesserensis*. Cellule libre du type 3. Peroxydases. Empreinte. Benzidine et eau oxygénée. $\times 1700$.
- FIG. 27. — *Fecampia erythrocephala* (forme parasite). Cellule nidamentaire à développement anormal : l'apparition des granulations est antérieure à la multiplication du chondriome. Bouin. Coloration panoptique de Pappenheim. $\times 700$.
- FIG. 28, 29, 30. — *Fecampia erythrocephala* (forme parasite). Développement des cellules nidamentaires (érythrophiles). Les figures 28 et 30 montrent encore une sériation des granulations, qui rappelle les chondriocentes originels. Bouin. Coloration panoptique de Pappenheim. $\times 700$.
- FIG. 31. — *Fecampia erythrocephala* (forme parasite). Cellule nidamentaire (érythrophile) à peu près à maturité. Bouin. Coloration panoptique de Pappenheim. $\times 700$.
- FIG. 32. — *Dicrocoelium cylindraceum*. Jeune cellule érythrophile. Bouin. Coloration panoptique de Pappenheim. $\times 1250$.
- FIG. 33. — *Dicrocoelium cylindraceum*. Cellule érythrophile. Bouin. Coloration panoptique de Pappenheim. $\times 700$.
- FIG. 34. — *Cerebratulus ferrugineus*. Glande sous-cutanée, avant l'apparition de l'acidophilie. Bouin. Coloration panoptique de Pappenheim. $\times 1250$.
- FIG. 35. — *Cerebratulus ferrugineus*. Glande sous-cutanée, devenue acidophile. Bouin. Coloration panoptique de Pappenheim. $\times 1250$.
- FIG. 36. — *Fecampia erythrocephala* (au moment de l'enkystement). Cellule vitelline, montrant les plaquettes vitellines, et des corps basophiles intermédiaires. Bouin. Coloration panoptique de Pappenheim. $\times 1000$.
- FIG. 37. — *Dendrocoelum lacteum*. Cellule libre du type 3, colorée vitale-ment par le rouge neutre. $\times 700$.
- FIG. 38. — *Prosthlostomum siphunculus*. Cellule libre du type 3, colorée vitale-ment par le rouge neutre. $\times 700$.
- FIG. 39. — *Stylochoplana maculata*. Cellule érythrophile, montrant des inclu-sions sphériques et d'autres en bâtonnets. Bouin. Coloration panop-tique de Pappenheim. $\times 700$.

- FIG. 40, 41, 42, 43, 44. — *Prostheceraeus vittatus*. Evolution des cellules vésiculeuses à mucus, montrant le développement du mucus et la dégénérescence nucléaire. Bouin. Hématoxyline ferrique, aurantia, mucicarmine. $\times 700$.
- FIG. 45. — *Lineus longissimus*. Cellule vésiculeuse à mucus du « parenchyme ». Bouin. Hématoxyline ferrique, aurantia, mucicarmine. $\times 1250$.
- FIG. 46. — *Prosthiostomum siphunculus*. Cellule érythrophile à inclusions rares et très volumineuses, l'une tout à fait sphérique; des vacuoles à amas granuleux acidophiles correspondant peut-être à des inclusions résorbées. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 700$.
- FIG. 47. — *Prosthiostomum siphunculus*. Cellule érythrophile, montrant des inclusions sphériques et d'autres en bâtonnets. Bouin. Coloration panoptique de Pappenheim. $\times 700$.
- FIG. 48. — *Dendrocoelum lacteum*. Cellule libre. Empreinte colorée post-vitalement au rouge neutre. $\times 1250$.
- FIG. 49. — *Stylochoplana maculata*. Cellule érythrophile à inclusions sphériques. Bouin. Coloration panoptique de Pappenheim. $\times 700$.
- FIG. 50, 51, 52. — *Dendrocoelum lacteum* ayant séjourné dans une solution de sulfate ferrique. Cellules fixes montrant des granulations de bleu de Prusse. Bouin. Réaction du bleu de Prusse et safranine. $\times 700$.
- FIG. 53, 54, 55, 56, 57. — *Prostheceraeus vittatus*. Cellules libres à longs prolongements (clasmatocytes). Bouin. Coupes à $9\ \mu$. Bleu polychrome et éther glycérique. $\times 1250$.

PLANCHE II

- FIG. 1, 2, 3, 4. — *Dendrocoelum lacteum*. Chondriome de cellules libres du type 2 (hémoblastes). Empreintes fixées et colorées par le procédé d'Altmann-Schridde. $\times 1250$. Le chondriome est formé de grosses mitochondries punctiformes. En 2, indices de leur multiplication lente. La cellule 4 semble en voie de transformation : on y distingue une ébauche de chondriote.
- FIG. 5, 6. — *Dendrocoelum lacteum*. Chondriome de cellules libres du type 3. Empreintes fixées et colorées par le procédé d'Altmann-Schridde. $\times 1250$. Le chondriome est formé de fins chondriotes.
- FIG. 7, 8, 9. — *Dendrocoelum lacteum*. Chondriome de cellules libres du type 1. Empreintes fixées et colorées par le procédé d'Altmann-Schridde. $\times 1250$. Le chondriome est mixte.
- FIG. 10, 11. — *Fasciola hepatica*. Chondriome de cellules libres. Liquide et coloration d'Altmann. $\times 1250$.

- FIG. 12, 13. — Comme les fig. 5 et 6. En 13 on voit encore quelques mitochondries isolées.
- FIG. 14. — *Planaria polychroa*. Cellule fixe, montrant un cristalloïde intranucléaire. Flemming. Safranine vert-lumière. $\times 700$.
- FIG. 15, 16, 17, 18. — *Fasciola hepatica*. Chondriome des grandes cellules vésiculeuses. Liquide et coloration d'Altmann. $\times 700$. En 15 on voit encore des chondriocontes; en 16, 17, 18 apparaît de la graisse, qui forme notamment en 16 et 17 un amas volumineux.
- FIG. 19, 20, 21. — *Fasciola hepatica*. Chondriome des cellules vitellines. Liquide et coloration d'Altmann. $\times 700$. La série 21, 20, 19, retrace l'évolution du chondriome.
- FIG. 22. — *Dendrocoelum lacteum*. Cellule libre du type 2. Empreinte. Pyronine, vert de méthyle. $\times 1250$.
- FIG. 23, 24. — *Dendrocoelum lacteum*. Chondriome des cellules à rhabdites. Empreintes fixées et colorées, par le procédé d'Altmann-Schridde. $\times 1250$.
- FIG. 25. — *Fecampia erythrocephala* (forme parasite). Epiderme, montrant la graisse absorbée. Flemming. Safranine, vert-lumière. $+ 1250$.
- FIG. 26. — *Dendrocoelum lacteum*. Chondriome de cellule intestinale. Liquide et coloration d'Altmann. $\times 700$. La partie distale de la cellule est bourrée de pigment; la partie proximale, de mitochondries.
- FIG. 27. — *Fecampia erythrocephala* (forme parasite). Jeune cellule vitelline. Flemming. Safranine-vert lumière. $\times 1250$. Les globules de graisse apparaissent en chaînettes.
- FIG. 28, 29. — *Dendrocoelum lacteum*. Chondriome des cellules à rhabdites. Empreintes fixées et colorées par le procédé d'Altmann-Schridde. $\times 1250$. Evolution plus avancée que dans les figures 23 et 24.
- FIG. 30, 31. — *Planaria polychroa*. Cellules libres. Flemming. Safranine-vert lumière. $\times 1250$. La cellule 31 est nettement un lymphocyte.
- FIG. 32. — *Dendrocoelum lacteum*. Cellule libre du type 1. Empreinte. Pyronine-vert de méthyle. $\times 1250$.
- FIG. 33. — *Drepanophorus*. Parenchyme, dans une région à substance fondamentale gélifiée. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 2000$. La figure montre deux cellules fixes, avec une cellule libre, et des fibres musculaires.
- FIG. 34. — *Fasciola hepatica*. Parenchyme. Sublimé osmique. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 700$. Les membranes du réseau fixe sont peu visibles, mais sont parfois soulignées de fibrilles colorées par le vert-lumière. Les grandes cellules vésiculeuses des mailles présentent souvent, à côté du noyau, un amas de graisses qui le masque plus ou moins.

- FIG. 35. — *Dendrocoelum lacteum*. Parenchyme. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 1000$. Dans le réseau coloré par le vert-lumière, on voit des cellules fixes, des fibres musculaires et deux cellules libres, des types 1 et 2.
- FIG. 36. — *Octobothrium pollachii*. Parenchyme. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 1000$. Région à réseau peu lamelleux. Dans les lamelles circulent des fibrilles colorées par le vert-lumière. Deux noyaux de cellules fixes.
- FIG. 37. — *Octobothrium pollachii*. Parenchyme. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 1000$. Région à prédominance de lamelles gaufrées. Un noyau de cellule fixe.

PLANCHE III

- FIG. 1. — *Stylostomum variabile*. Parenchyme de la face dorsale. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 700$. *c. l₁*, cellule libre à noyau compact; *c. l₂*, cellule libre à noyau nucléolé; *c. f.*, cellule fixe; *c. m.*, cellule musculaire; *f. m.*, fibre musculaire; *l.*, lacune; *r.*, réseau.
- FIG. 2. — *Drepanophorus* sp. Corpuscules du rhynchocoelome. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 2000$. H, corpuscule typique, montrant le centriole; A, B, C, D, E, F, G, grands leucocytes, probablement en voie d'évolution; trois d'entre eux présentent un centriole.
- FIG. 3. — *Dalyellia* sp. Parenchyme. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 1000$, *c. l₁*, cellule libre du type 1; *c. l₂*, cellule libre du type 2; *c. f.*, cellule fixe; *l.*, lacune.
- FIG. 4. — *Prostheceraeus vittatus*. Parenchyme de la face dorsale. Bouin. Hématoxyline ferrique, aurantia, mucicarmine. $\times 700$. *c. f.*, cellule fixe; *c. l₁*, cellule libre à noyau compact; *c. l₂*, cellule libre à noyau nucléolé; *c. m.*, cellule musculaire; *c. v.*, cellule vésiculeuse à mucus; *l.*, lacune; *r.*, réseau.
- FIG. 5. — *Thysanozoon brochii*. Parenchyme de la face dorsale. Gilson. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 700$. *c. l₁*, cellule libre du type 1; *c. f.*, cellule fixe; *c. é.*, cellule érythrophile; *f. m.*, fibre musculaire; *l.*, lacune; *r.*, réseau.
- FIG. 6. — *Polycelis nigra*. Cellule musculaire, montrant dans le noyau *n.* une vacuole *v.*, et un cristalloïde *cr.* Sublimé osmique. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 1700$.
- FIG. 7. — *Convoluta roscofensis*. Parenchyme périphérique. Bouin. Hématoxyline ferrique, Van Gieson. $\times 1700$. *c. f.*, cellule fixe, montrant des granulations sidérophiles; *c. l.*, cellule libre; *l.*, lacune; *z.*, Zoochloelle, montrant le pyrénoloïde *p.* et les restes nucléaires *n.*

PLANCHE IV

- FIG. 1. — *Fasciola hepatica*. Parenchyme dans la région du testicule. Le réseau se réduit à des membranes gaufrées *m*, entourant les lacunes *l.*, et où courent les fibrilles *f.*, colorées au vert-lumière. Les amas *a.* sont peut-être les derniers restes des grandes cellules vésiculeuses. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 700$.
- FIG. 2. — *Dicrocoelium cylindraceum*. Parenchyme. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 1250$. *l.*, lacune; *n.*, noyau de cellule fixe; *n'*, noyau de cellule fixe en dégénérescence; *r.*, réseau coloré au vert-lumière.
- FIG. 3. — *Hymenolepis diminuta*. Parenchyme près du scolex. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 1250$. *c. f.*, cellule fixe; *c. l.*, cellule libre; *c. p.*, cellule libre à prolongements; *l.*, lacune; *r.*, réseau coloré au vert-lumière.
- FIG. 4. — *Distomum megastomum*. Parenchyme. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 700$. *c. f.*, cellule fixe; *c. l.*, cellule libre; *f. m.*, fibre musculaire; *l.*, lacune; *r.*, réseau.
- FIG. 5. — *Discocelis tigrina*. Membrane basale, montrant des cellules *c.* dans son épaisseur. Gilson. Hématoxyline ferrique, Van Gieson. $\times 1250$.
- FIG. 6. — *Drepanophorus sp.* Leucocytes divers. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 2000$. A, éléments tirés du parenchyme; B, éléments du sang. Certains montrent un centriole.

PLANCHE V

- FIG. 1. — *Drepanophorus sp.* Parenchyme. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 2000$. *c. f.*, cellule fixe; *c. l.*, cellule libre; *l.*, lacune; *r.*, réseau et substance fondamentale; *x.*, cellule libre de grande taille, de signification douteuse.
- FIG. 2. — *Lineus longissimus*. Parenchyme. Bouin. Hématoxyline ferrique, aurantia, mucicarmine. $\times 1000$. *c. f.*, noyau de cellule fixe; *c. p.*, cellule pigmentaire; *c. p. p.*, cellule prépigmentaire; *c. v.*, cellule vésiculeuse à mucus; *f. m.*, fibre musculaire; *r.*, réseau.
- FIG. 3. — *Beroe ovata*. Parenchyme. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 1250$. *c. f.*, cellule fixe; *c. l.*, cellule libre; *c. m.*, cellule musculaire; *l.*, lacune; *r.*, réseau et substance fondamentale.
- FIG. 4. — *Dendrocoelum lacteum*. Chondriome de cellules fixes. Regaud. Hématoxyline ferrique, éosine. $\times 1000$.
- FIG. 5. — *Dicrocoelium cylindraceum*. Evolution des cellules fixes. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 700$. A, B, C, réduction du cytoplasma; D, E, dégénérescence nucléaire, aboutissant aux granulations chromatiques visibles en E.

- FIG. 6. — *Dendrocoelum lacteum*. Chondriome de l'appareil excréteur. Regaud. Hématoxyline ferrique, éosine. $\times 1250$. *c*, chondriome; *n*., noyau.

PLANCHE VI

- FIG. 1. — *Cerebratulus ferrugineus*. Parenchyme. Méthode d'Achúcarro. $\times 1250$. *c. f.*, cellule fixe, montrant les granulations imprégnées d'argent, et parfois sériées en fibrilles *f*; *c. l.*, cellule libre; *l.*, lacune.
- FIG. 2. — *Dendrocoelum lacteum*. Deux aspects du parenchyme, A et B. Méthode d'Achúcarro. $\times 1000$. *c. f.*, cellule fixe montrant les granulations imprégnées d'argent; *c. l.*, cellule libre; *l.*, lacune.
- FIG. 3. — *Lineus longissimus*. Éléments du parenchyme. Bouin. Hématoxyline ferrique, aurantia, mucicarmine. $\times 1250$. A, B, cellules fixes; C, D, cellules libres; E, cellule pigmentaire.
- FIG. 4. — *Fecampia erythrocephala*. Evolution des cellules vacuolaires. Bouin. Méthode panoptique de Pappenheim. $\times 700$. A, B, cellules libres (cellules-souches); C, jeune cellule vacuaire; D, cellule vacuaire adulte; *v.*, vacuole.
- FIG. 5. — *Dendrocoelum lacteum*. Cellules libres à graisse, montrant des boules de graisse. Flemming. Safranine, vert-lumière. $\times 1000$.
- FIG. 6 et 7. — *Fasciola hepatica*. Parenchyme. Méthode d'Achúcarro. $\times 700$. *c. v.*, grande cellule vésiculeuse, avec son noyau et ses inclusions; *r.*, réseau imprégné d'argent.

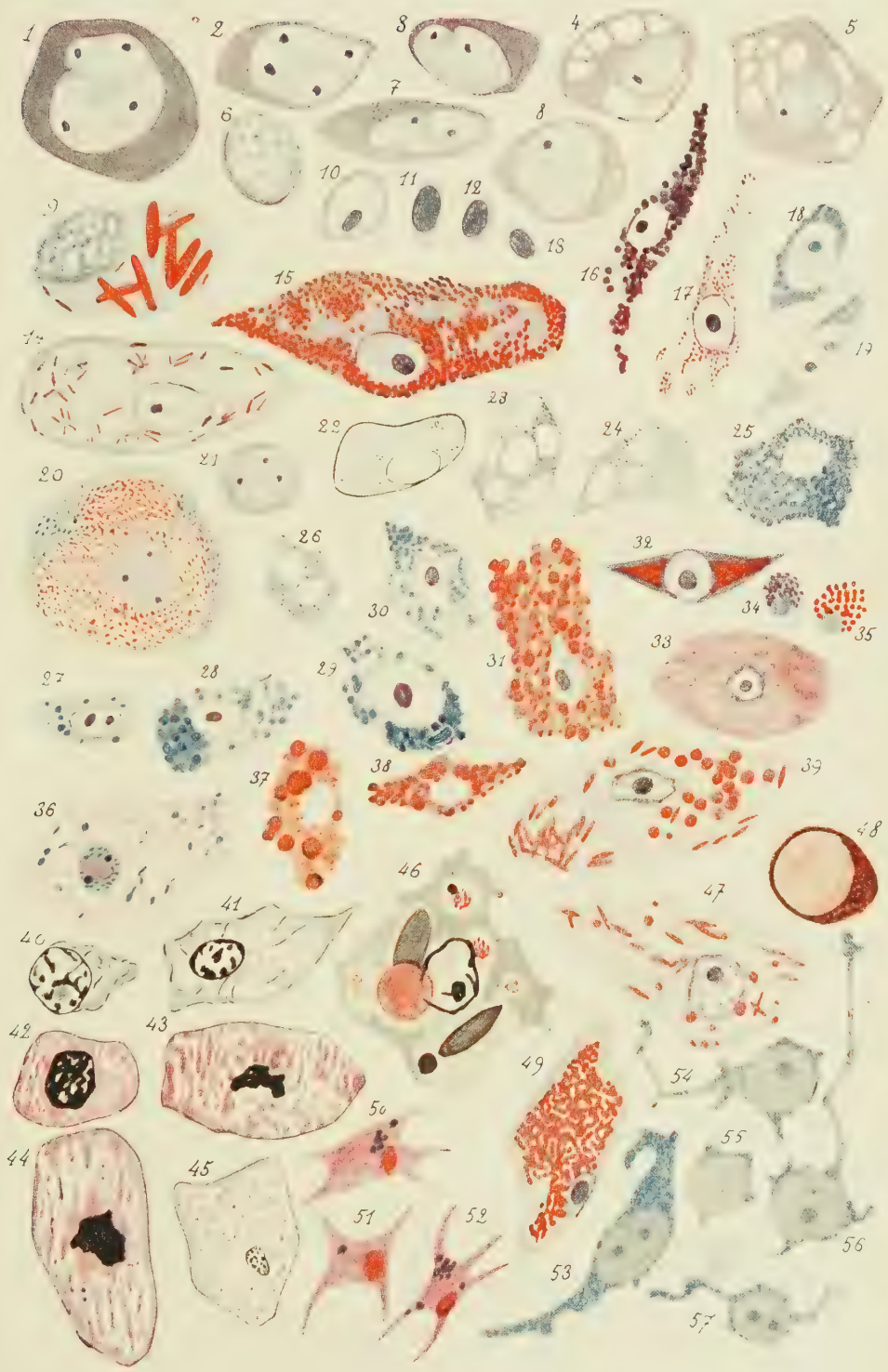
PLANCHE VII

- FIG. 1. — Tricladés. Spermatogonies et spermatocytes montrant le chondriome. A, B, C, spermatogonies de *Polycelis nigra*; Benda, $\times 1000$; D, mitose spermatogoniale chez *Dendrocoelum lacteum*; Zenker, hématoxyline phosphotungstique de Mallory. $\times 1000$.
- FIG. 2. — *Dendrocoelum lacteum*. Chondriome dans l'ovaire. Liq. de Benda. Safranine, vert-lumière. $\times 1000$. A, très jeune ovogonie; B, C, multiplication des mitochondries à des stades ultérieurs.
- FIG. 3. — *Dendrocoelum lacteum*. Cellules libres du type 1. Empreintes fixées par le liquide de Flemming. Hémalum, éosine. $\times 1250$.
- FIG. 4. — *Dendrocoelum lacteum*. Chondriome dans le vitellogène. A, B, deux stades d'évolution de la jeune cellule vitelline; Regaud, hématoxyline ferrique, éosine; $\times 1000$. C, D, E, trois stades plus avancés; empreinte fixée et colorée par le procédé d'Altmann-Schridde; $\times 700$.
- FIG. 5. — *Dendrocoelum lacteum*. Chondriome de cellules libres du type 3. Liquide et coloration d'Altmann. $\times 1000$.

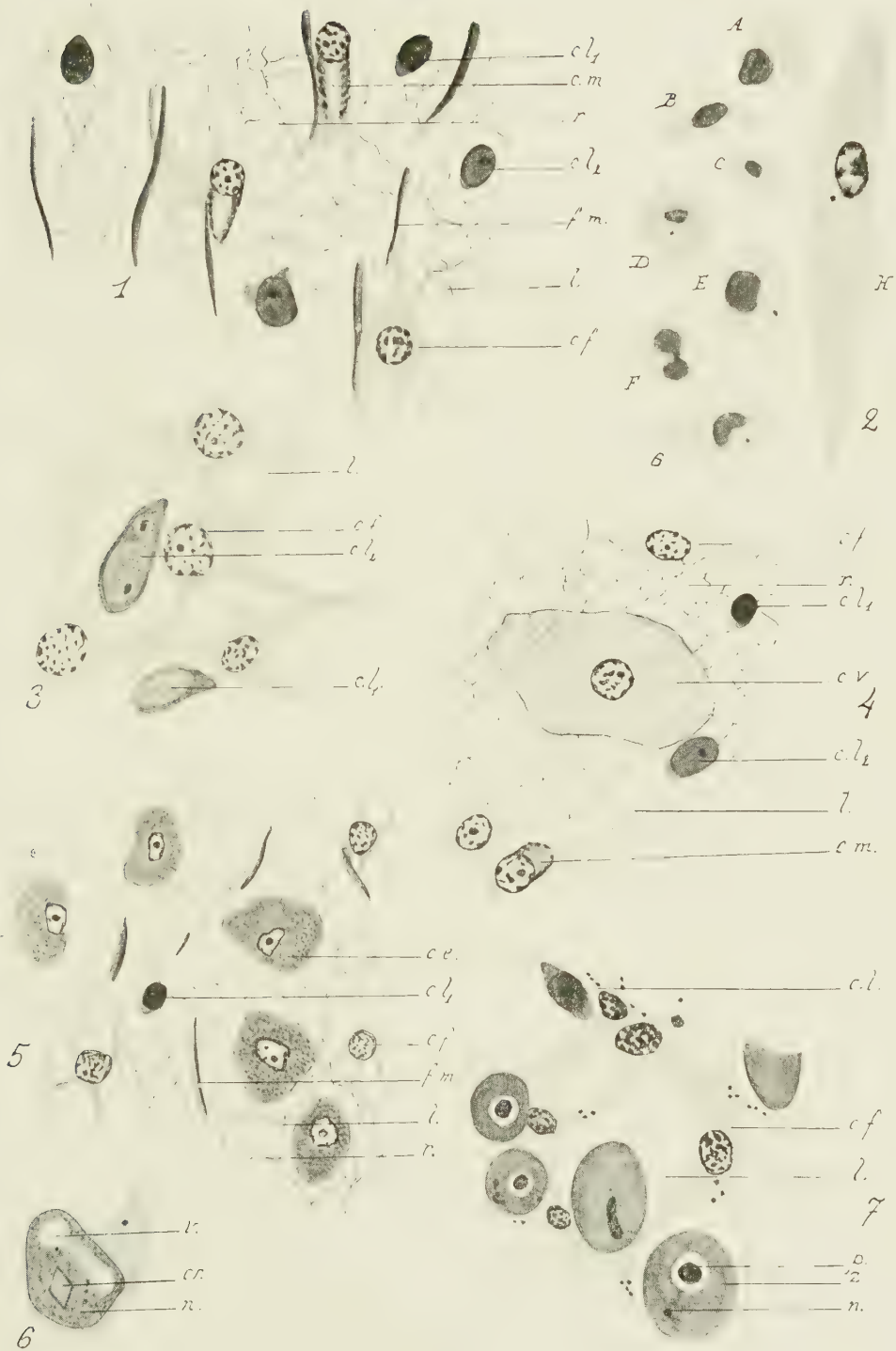
- FIG. 6. — *Dendrocoelum lacteum*. Chondriome de cellules libres du type 2. Liquide et coloration d'Altmann. $\times 1000$.
- FIG. 7. — *Prostheceraeus vittatus*. Cellules libres montrant des granulations peut-être mitochondriales. Regaud. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 1250$.
- FIG. 8. — *Fecampia erythrocephala*. Bouin. Panoptique de Pappenheim. $\times 1000$. A, noyau de cellule vitelline provenant d'un animal à maturité; B, C, rétraction de la chromatine et expulsion de la vacuole, provenant d'un animal après la ponte; D, pseudo-phagocyte du même animal : fragment de protoplasma isolé, avec vacuole et chromatine nucléaires séparées.
- FIG. 9. — *Dendrocoelum lacteum*. Cellule libre du type 2. Empreinte fixée au liquide de Flemming. Hémalun, éosine. $\times 1250$.
- FIG. 10. — *Prosthlostomum siphunculus*. Membrane d'enveloppe du testicule, plissée après évacuation des spermatozoïdes. Bouin. Hématoxyline ferrique, Van Gieson. $\times 700$. n., noyau.

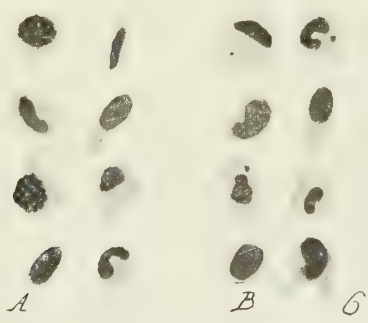
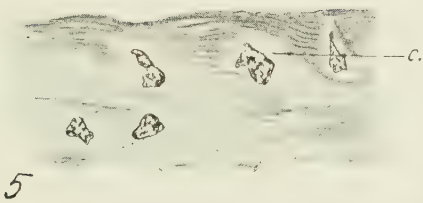
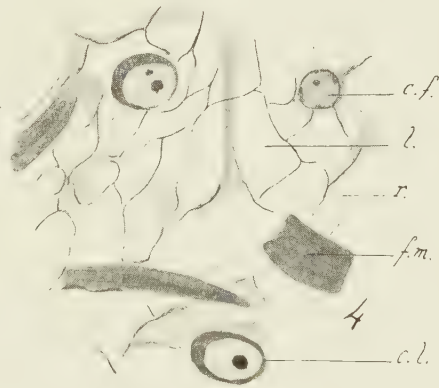
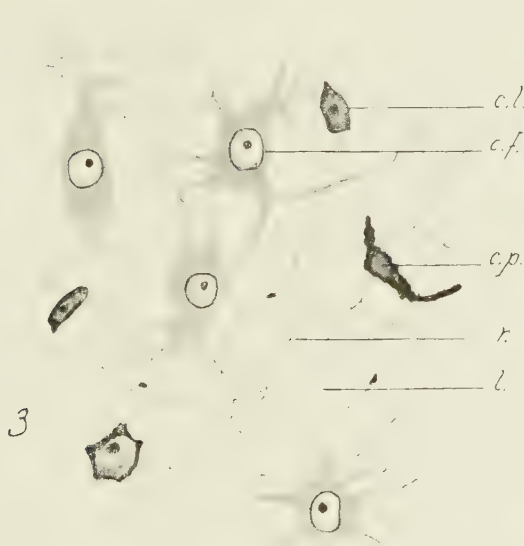
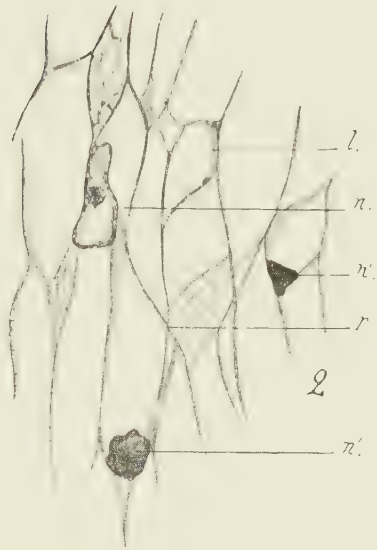
PLANCHE VIII

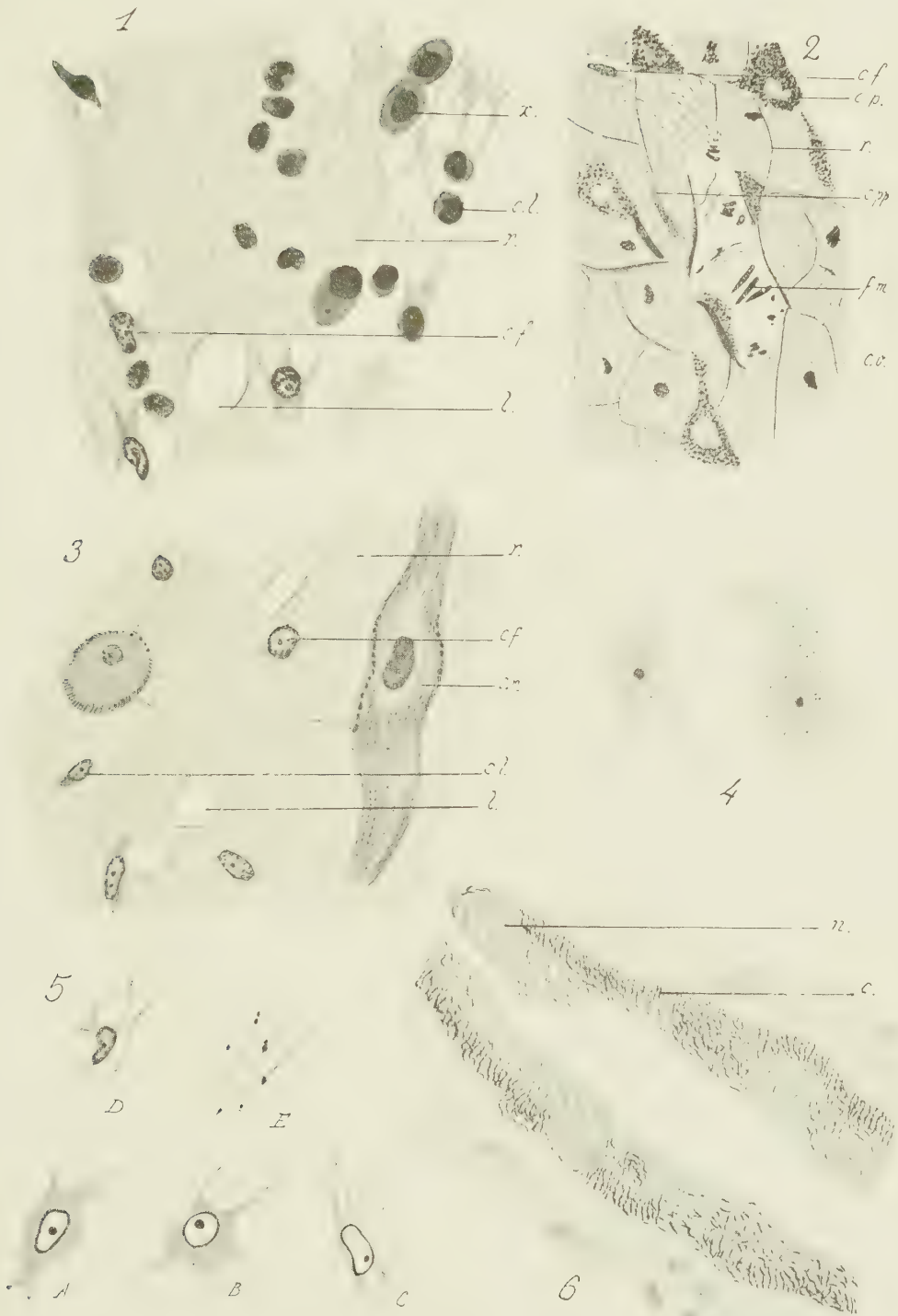
- FIG. 1. — *Prosthlostomum siphunculus*. Cellule érythrophile à inclusions sphériques. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 700$. c. é., cellule érythrophile; c. f., cellule fixe.
- FIG. 2. — *Drepanophorus* sp. Evolution des hématies. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière. $\times 2000$. A, leucocyte ordinaire; B, C, D, leucocytes de grande taille, se transformant peut-être en hématies; F, I, L, hématies à noyaux plus ou moins compacts, et à centriole; E, hématie à noyau compact et allongé; G, fragmentation du noyau; H, K, dégénérescence suivant la fragmentation; M, J, autre mode de dégénérescence; N, membrane vide. Les éléments A, B, C, D, L, étaient polychromatophiles; les autres acidophiles.
- FIG. 3. — *Dendrocoelum lacteum*. Chondriome des cellules érythrophiles. Regaud, 8 jours. Hématoxyline ferrique, éosine. $\times 700$.
- FIG. 4. — *Prosthlostomum siphunculus*. Chondriome des cellules érythrophiles. Regaud, 8 jours. Hématoxyline ferrique, éosine. $\times 700$.
- FIG. 5. — *Stylostomum variable*. Chondriome des cellules érythrophiles. Regaud, 8 jours. Hématoxyline ferrique, éosine. $\times 700$.
- FIG. 6. — *Dendrocoelum lacteum*. Cellule vitelline du cocon, après fixation et coloration *in toto* par l'acide osmique. $\times 700$. Outre la grosse goutte de graisse, on en voit de plus petites; il y a aussi de nombreuses mitochondries.

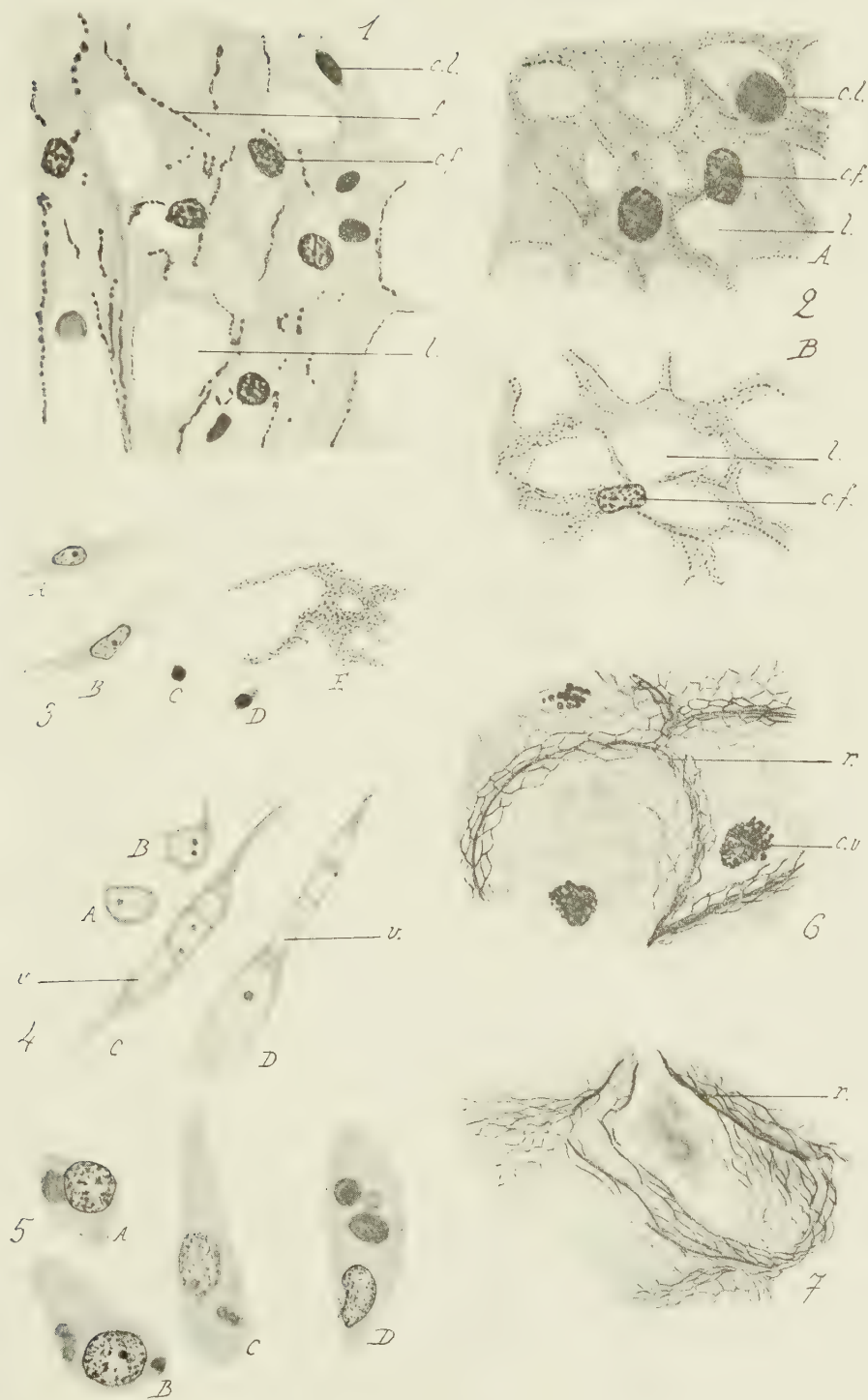


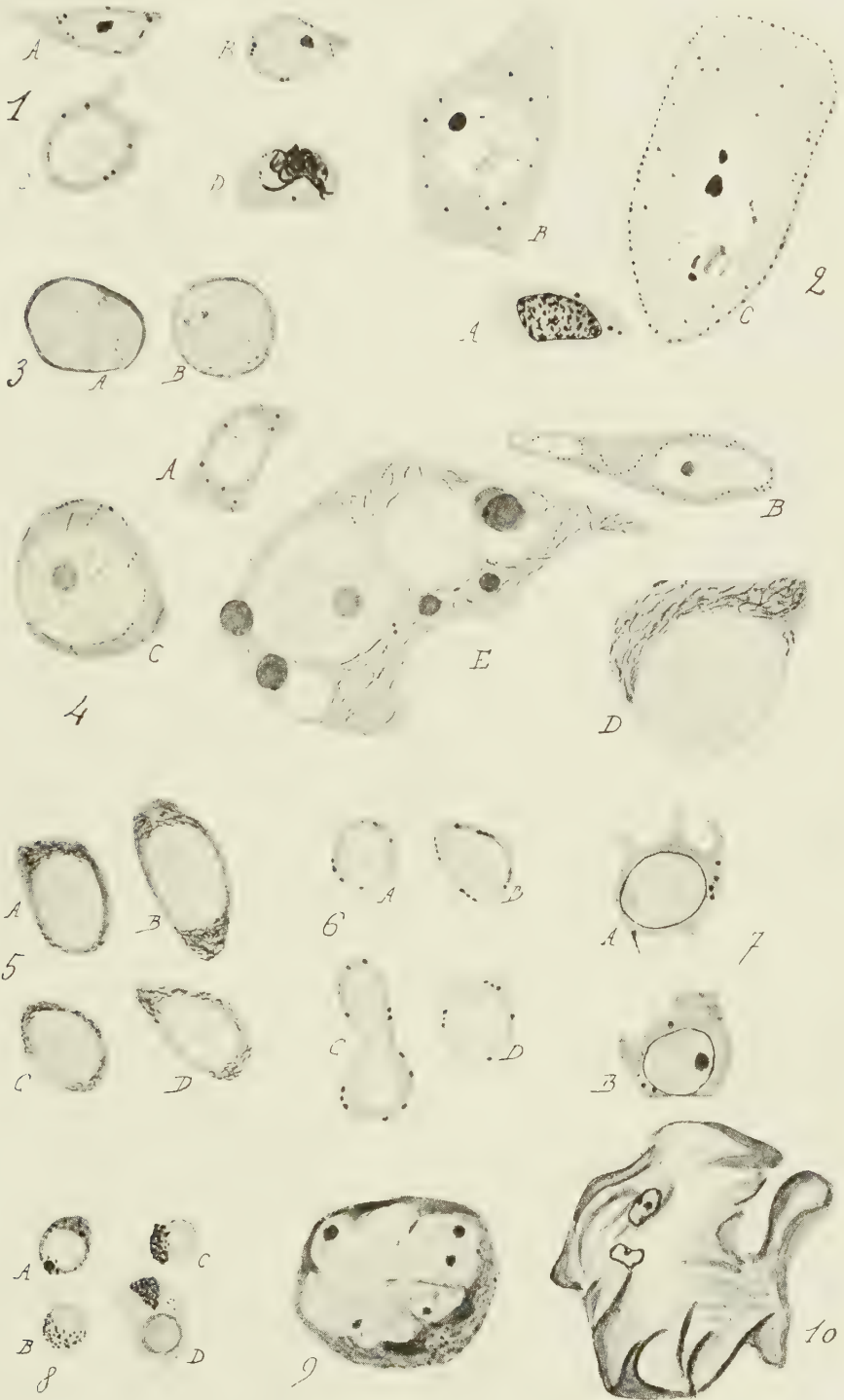












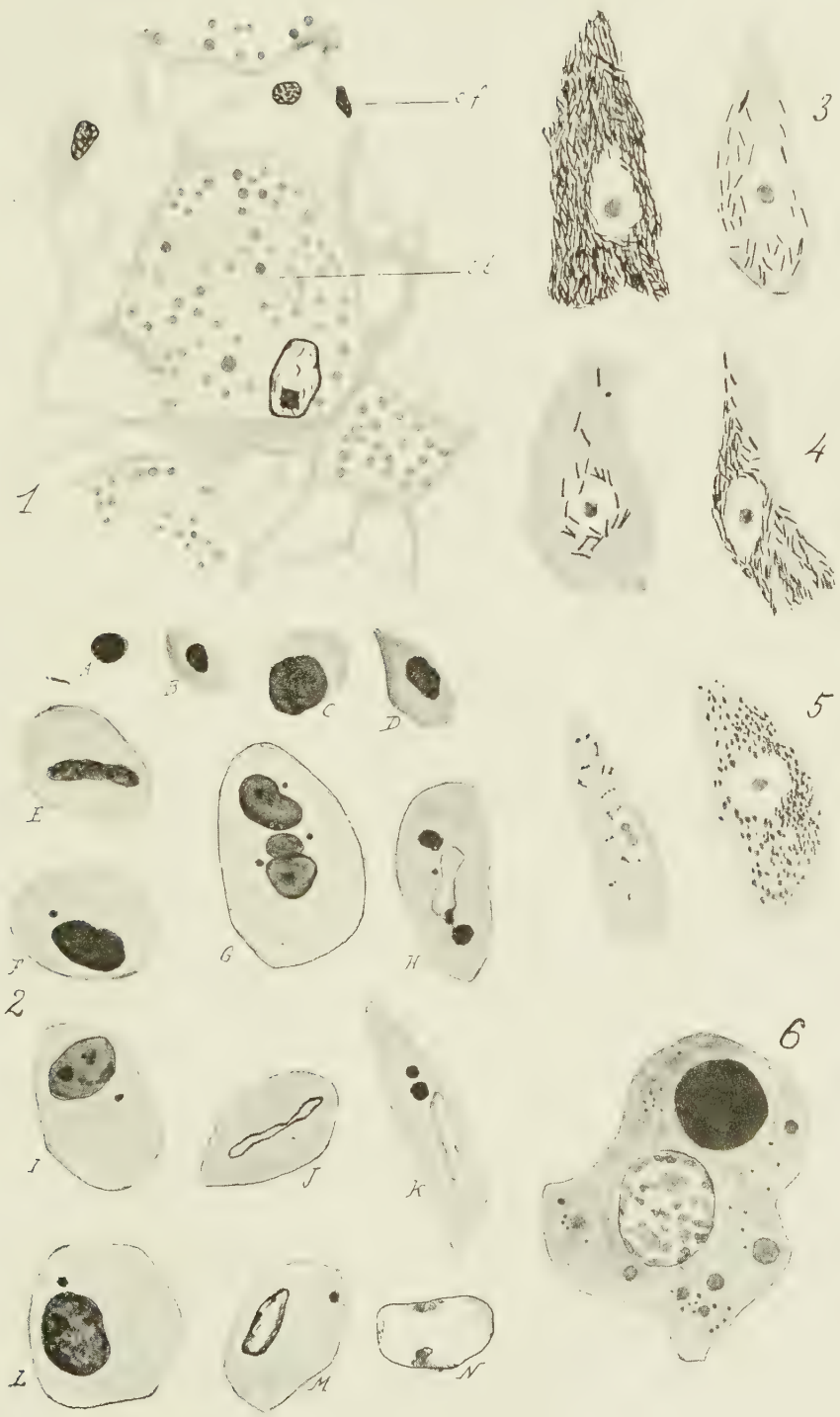


TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION	4
Matériel d'étude	5
Technique	7
PREMIÈRE PARTIE. — Organisation générale du parenchyme . . .	13
CHAPITRE I. — <i>Historique</i>	13
1° Turbellariés (p. 14); 2° Trématodes (p. 15); 3° Cestodes (p. 17); 4° Cténophores (p. 17); 5° Némertiens (p. 18).	
CHAPITRE II. — <i>Observations personnelles</i>	20
1° Polyclades (p. 20); 2° Triclades (p. 26); 3° Rhabdocœles (p. 27); 4° Acœles (p. 30); 5° Trématodes (p. 31); 6° Cestodes (p. 34); 7° Némertiens (p. 35); 8° Cténophores (p. 36).	
CHAPITRE III. — <i>Conclusions de la Première Partie</i>	37
DEUXIÈME PARTIE. — Etude histophysiologique du parenchyme . .	39
CHAPITRE I. — <i>Etude des principaux éléments figurés du parenchyme</i>	39
1° Cellules fixes et substance fondamentale (p. 39); 2° Cellules libres (p. 46); 3° Cellules vacuolaires de <i>Fecampia</i> ; cellules libres à graisses (p. 59); 4° Cellules granuleuses à longs prolonge- ments (p. 60); 5° Relations entre le parenchyme et les cellules sexuelles (p. 61); 6° Relations entre les cellules fixes et les cel- lules libres (p. 68); 7° Cellules vésiculeuses à mucus des Tur- bellariés et Némertiens (p. 72); 8° Grandes cellules des Tréma- todes (p. 73); 9° Cellules à rhabdites des Triclades et des Rhabdocœlides (p. 76); 10° Cellules érythrophiles (p. 80); 11° Cellules à corps basophiles (p. 89).	
CHAPITRE II. — <i>Éléments figurés du sang des Némertiens</i>	90
1° Leucocytes (p. 90); 2° Hématies (p. 92); 3° Corpuscules du rhynchocœlome (p. 95).	
CHAPITRE III. — <i>Remarques sur la lymphe</i>	97
1° Fibrine (p. 98); 2° Pigment respiratoire (p. 99); 3° Matériaux nutritifs (p. 107).	
TROISIÈME PARTIE. — Contribution à l'histologie comparée du sang et du tissu conjonctif	113
1° Hématies (p. 114); 2° Cellules fixes et cellules conjonctives (p. 117); 3° Cellules libres et leucocytes hyalins (p. 122); 4° Cellules vésiculeuses et tissus de soutien (p. 127); 5° Rhab- dites, corps érythrophiles et granulations éosinophiles d'Ehrlich; 6° Non-existence des leucocytes éosinophiles (p. 136); 7° Hypo- thèse sur la fonction éosinophile (p. 138).	
Résultats généraux	144
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	149

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

BOTANIQUE :

Les mitochondries.

GÉOLOGIE :

Le métamorphisme géosynclinal.

Vu et approuvé :

Paris, le 26 avril 1921,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

M. MOLLIARD.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

P. APPELL.

